

Handbuch der Systematischen Botanik

Von

Dr. Richard Wettstein

Professor an der Universität Wien

Dritte, umgearbeitete Auflage

I. BAND

Mit 1915 Figuren in 321 Abbildungen
und 3 schematischen Darstellungen

Leipzig und Wien
Franz Deuticke
1923

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung, vorbehalten.

Copyright 1923 by Franz Deuticke, Leipzig und Wien.

Verlags-Nr. 2766.

Vorwort zur ersten Auflage.

Wenn der Verfasser sich zur Herausgabe dieses Handbuches entschloß, so geschah es, weil er zur Überzeugung kam, daß eine möglichst kurze, dabei aber dem Formenreichtum des Pflanzenreiches gerecht werdende Zusammenfassung des systematischen Botanik gegenwärtig einem Bedürfnisse entspricht. Er beabsichtigt dabei nicht eine Konkurrenz mit einigen ganz vorzüglichen Lehrbüchern, welche entweder infolge des geringen, dem systematischen Teile gewidmeten Raumes jener Anforderung nicht entsprechen konnten, oder infolge des Zeitpunktes ihres Erscheinens den momentanen Stand unseres Wissens nicht mehr wiedergeben.

Das vorliegende Handbuch soll einen Überblick über die Formen des Pflanzenreiches mit besonderer Berücksichtigung unserer Kenntnisse betreffend die phylogenetische Entwicklung desselben bieten. Dem ersterwähnten Zwecke soll eine tunlichst vollständige Besprechung der größeren Formenkreise, eine Hervorhebung der irgendwie wichtigen Einzelformen, sowie eine reichliche Beigabe von Illustrationen dienen; der zweiterwähnte Zweck soll durch eine entsprechende Anordnung des Stoffes, besondere Hervorhebung entwicklungsgeschichtlich wichtiger Typen und eine zusammenfassende Behandlung der phylogenetischen Fragen angestrebt werden.

Infolge dieses Inhaltes ist das Buch in erster Linie für jene bestimmt, welche eine eingehendere Orientierung auf dem Gebiete der systematischen Botanik wünschen; ich hoffe, daß es auch dem Fachbotaniker manche Anregung bieten wird. Dem Bedürfnisse jener, welche das Buch mit Rücksicht auf praktische Fragen zu Rate ziehen wollen, wurde durch besondere Berücksichtigung aller jener Pflanzen, welche im Haushalte der Natur und des Menschen eine größere Rolle spielen, Rechnung getragen.

Es ist wohl selbstverständlich, daß ich mich in bezug auf die systematische Anordnung, soweit sich dies mit meinen wissenschaftlichen Anschauungen vereinigen ließ, an die wichtigsten systematischen Sammelwerke, vor allem an Englers „Natürliche Pflanzenfamilien“ anlehnte; trotz-

dem wird jeder Orientierte alsbald bemerken, daß es sich in dem vorliegenden Buche keineswegs um eine Kompilation handelt.

Dem Herrn Verleger bin ich für das vielfach bewiesene Entgegenkommen und die reiche illustrative Ausstattung des Buches, dem Herrn A. Kasper in Wien für die sorgfältige Ausführung der zahlreichen Abbildungen zu bestem Danke verpflichtet.

Wien, im März 1901.

R. WETTSTEIN.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Der Umstand, daß kurze Zeit nach dem vollständigen Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches eine zweite Auflage notwendig wurde, ist mir ein erfreulicher Beweis dafür, daß es eine freundliche Aufnahme fand und daß seine Herausgabe einem tatsächlichen Bedürfnisse entsprach.

Ich hatte keinen Anlaß, bei der Neuauflage eine prinzipielle Änderung des Inhaltes vorzunehmen, wohl aber bot sich mir Gelegenheit, an vielen Orten Ergebnisse neuerer, fremder und eigener Untersuchungen zu verwerten. Dies wird insbesondere in den ersten Teilen des Buches stärker hervortreten, da das Erscheinen der betreffenden Partien der ersten Auflage weiter zurückliegt. Das Bestreben, das Mitgeteilte so weit als möglich an der Hand eigener Untersuchungen zu prüfen, hat das Erscheinen der ersten Auflage stark verzögert und die Herausgabe derselben in vier getrennt erschienenen Teilen notwendig gemacht. Eine gewisse Ungleichheit der einzelnen Teile war die kaum vermeidbare Konsequenz davon. Die Herausgabe der zweiten Auflage in einem Bande bot auch die erwünschte Gelegenheit, diese Ungleichheiten zu beheben. Gegenüber der ersten Auflage hat der Umfang des Buches eine Vergrößerung erfahren (von 778 auf 914 Seiten); die Zahl der Abbildungen erscheint um 103, die der Einzelfiguren um 571 vermehrt.

Wenn in der vorliegenden zweiten Auflage Erörterungen phylogenetischer Fragen vielfach stärker hervortreten, als in der ersten Auflage, so entspricht dies nicht bloß dem Plane, der dem ganzen Buche zugrunde liegt, sondern auch dem Umstande, daß gerade die letzten Jahre in dieser Hinsicht recht fruchtbringend waren.

Zu manchen Mißverständnissen hat die Auswahl der zitierten Literatur Anlaß gegeben. Ich möchte daher hier nachdrücklichst hervorheben, daß mich bei der Auswahl der Literaturzitate — dem Zwecke eines Handbuches Rechnung tragend — ausschließlich die Absicht leitete, dem Leser die Möglichkeit zu bieten, die wichtigste Literatur überhaupt zu finden. Ich habe daher weder Vollständigkeit der Literaturangaben angestrebt, noch mit der

Zitierung einer Abhandlung in allen Fällen ihren besonderen Wert andeuten wollen; ich habe vor allem solche Arbeiten erwähnt, welche den betreffenden Gegenstand zusammenfassend behandeln oder durch reiche Literaturangaben geeignet sind, die Auffindung weiterer Literatur zu erleichtern. Ich war bestrebt, bei den Literatur-Zusammenstellungen möglichst noch die Arbeiten der jüngsten Zeit zu berücksichtigen; die Verteilung der Drucklegung auf den Zeitraum eines Jahres hat naturgemäß bewirkt, daß deren Berücksichtigung in den einzelnen Bogen verschieden weit reicht.

Die dieser Auflage neu beigegebenen Abbildungen hat, soweit es sich nicht um Reproduktionen von Photographien handelt, ebenfalls Herr Adolf Kasper nach meinen Entwürfen ausgeführt. Einer Reihe befreundeter Persönlichkeiten bin ich zu aufrichtigstem Danke für ihre Unterstützung bei Ausarbeitung der zweiten Auflage, besonders für Überlassung von Abbildungen und für Besorgung der Korrekturen verpflichtet. Insbesondere möchte ich hier der Mithilfe des Herrn Privatdozenten Dr. E. Janchen gedenken, der mir bei Beschaffung der Literaturnachweise, bei Feststellung der Nomenklatur, bei dem Lesen der Korrekturbogen und durch Abfassung des Registers behilflich war.

Wien, im März 1911.

R. WETTSTEIN.

Vorwort zur dritten Auflage.

Die zweite Auflage dieses Handbuches ist seit längerer Zeit im Buchhandel vergriffen. Wenn ich trotzdem nicht früher an die Abfassung einer neuen Auflage schreiten konnte, so waren die ganz außergewöhnlichen Verhältnisse der letzten Jahre daran Schuld. Der Krieg hat die internationalen Beziehungen zwischen den wissenschaftlichen Kreisen ganz unterbrochen und nur langsam vollzieht sich seit dem Friedensschlusse die Wiederstellung dieser Beziehungen. Dieser Umstand macht sich insbesondere bei den Versuchen der Beschaffung der wissenschaftlichen Literatur schwer fühlbar. Ich habe alles aufgeboten, um die Literatur der letzten zehn Jahre entsprechend berücksichtigen und verwerten zu können; wer die großen, dabei zu überwindenden Schwierigkeiten sachlicher und persönlicher Art kennt, wird es entschuldigen, wenn mir trotzdem hie und da ein Versehen unterlief.

Ich hatte auch bei Ausarbeitung dieser Auflage keinen Anlaß, an dem Grundplane des Buches Wesentliches zu ändern; wohl sind aber im Einzelnen, entsprechend den Ergebnissen neuerer Untersuchungen und Entdeckungen, die Änderungen mehrfach recht bedeutend. Dies tritt auch äußerlich in einer Vergrößerung des Umfanges und in einer Vermehrung der Abbildungen hervor; ich bin dem Herrn Verleger für die Ermöglichung dieser

Erweiterung, sowie für sein sonstiges weitgehendes Entgegenkommen aufrichtigst verbunden.

Das Buch erscheint nunmehr — zum Teil infolge des erweiterten Umfanges, zum Teil zur Beschleunigung des Erscheinens — in zwei Bänden. Das Manuskript für den ersten Band wurde im Laufe des Winters 1921/22 abgeschlossen, so daß leider mehrere im Laufe des Jahres 1922 erschienene wichtige Werke nicht mehr berücksichtigt werden konnten.

In noch höherem Maße als bei Abfassung der früheren Auflagen war eine Beschränkung in der Aufnahme von Literaturzitaten nötig. Ich betone daher, um Mißverständnisse zu vermeiden, auch diesmal, daß es sich mir — dem Zwecke des Buches Rechnung tragend — nicht um Vollständigkeit der Literaturangaben handeln konnte. Ich war bemüht, dem Leser Angaben über die wichtigsten Arbeiten und über jene Veröffentlichungen zu bieten, welche durch Literaturzusammenstellungen ihn in den Stand versetzen, die weitere Literatur zu finden.

Auch diesmal bin ich mehreren befreundeten Persönlichkeiten aufrichtigst für ihre Mithilfe bei Fertigstellung des Buches verbunden; Herr Prof. Dr. E. Janchen hat mich auch diesmal beim Lesen der Korrekturen und bei Fertigstellung des Registers unterstützt; Herr Lektor A. Kasper hat, gleichwie bei den früheren Auflagen, die neuen Abbildungen nach meinen Entwürfen ausgeführt.

Wien, im September 1922.

R. WETTSTEIN.

Inhaltsübersicht des I. Bandes.¹⁾

A. Allgemeiner Teil.

	Seite
Aufgabe der systematischen Botanik	1
Geschichtliche Entwicklung der systematischen Botanik	1
Die Abstammungslehre (Deszendenztheorie, Evolutionstheorie) als Grundlage der systematischen Botanik	10
Prinzipien der phylogenetischen Systematik	11
Systematische Einheiten	13
Monophyletische und polyphyletische Entwicklung	17
Methoden der phylogenetischen Systematik	19
Die Bedeutung des Generationswechsels für die phylogenetische Entwicklung des Pflanzenreiches	34
Die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreiche als Voraussetzung der phylogenetischen Entwicklung	39

B. Spezieller Teil.

Allgemeine Übersicht der Pflanzenstämme	60
<i>Flagellatae</i>	65
I. Stamm. <i>Myxophyta</i>	69
II. Stamm. <i>Schizophyta</i>	75
1. Klasse. <i>Schizophyceae</i>	75
2. Klasse. <i>Schizomycetes</i>	81
III. Stamm. <i>Zygophyta</i>	96
1. Klasse. <i>Peridinieae</i>	97
2. Klasse. <i>Bacillarieae</i>	101
1. Unterklasse. <i>Centricae</i>	107
2. Unterklasse. <i>Pennatae</i>	109
3. Klasse. <i>Conjugatae</i>	110
IV. Stamm. <i>Phaeophyta</i>	115
V. Stamm. <i>Rhodophyta</i>	131
1. Klasse. <i>Bangieae</i>	139
2. Klasse. <i>Florideae</i>	140
VI. Stamm. <i>Euthallophyta</i>	145
1. Klasse. <i>Chlorophyceae</i>	145

¹⁾ Ein ausführliches Namen- und Sachregister wird dem zweiten Band beigegeben.

	Seite
2. Klasse. <i>Fungi</i>	173
A. Parasitisch und saprophytisch lebende Pilze (<i>Eumycetes</i>)	176
1. Unterklasse. <i>Phycomycetes</i>	176
2. Unterklasse. <i>Ascomycetes</i>	191
3. Unterklasse. <i>Basidiomycetes</i>	216
Anhang. <i>Fungi imperfecti</i>	242
B. An Symbiose mit Algen angepaßte Pilze (<i>Lichenes</i>)	244
1. Gruppe. <i>Ascolichenes</i>	249
2. Gruppe. <i>Basidiolichenes</i>	256
VII. Stamm. <i>Cormophyta</i>	259
Der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang der Cormophyten	260
Die Homologien zwischen den Gruppen der Cormophyten	261
Die Ursachen der Veränderung der homologen Organe der Cormophyten	275
Einteilung der Cormophyten	279
I. Abteilung. <i>Archegoniatae</i>	280
1. Unterabteilung. <i>Bryophyta</i>	280
1. Klasse. <i>Musci</i>	284
2. Klasse. <i>Hepaticae</i>	306
2. Unterabteilung. <i>Pteridophyta</i>	316
Einteilung der <i>Pteridophyta</i>	324
1. Klasse. <i>Psilophytinae</i>	326
2. Klasse. <i>Lycopodiinae</i>	328
3. Klasse. <i>Psilotinae</i>	342
4. Klasse. <i>Equisetinae</i>	345
5. Klasse. <i>Isoëtinae</i>	352
6. Klasse. <i>Filicinae</i>	355
7. Klasse. <i>Cycadofilicinae</i>	389
II. Abteilung. <i>Anthophyta</i>	393
1. Unterabteilung. <i>Gymnospermae</i>	402
1. Klasse. <i>Cycadinae</i>	415
2. Klasse. <i>Bennettitinae</i>	424
3. Klasse. <i>Cordaitinae</i>	429
4. Klasse. <i>Ginkgoinae</i>	431
5. Klasse. <i>Coniferae</i>	434
6. Klasse. <i>Gnetinae</i>	455

A. ALLGEMEINER TEIL.

Aufgabe der systematischen Botanik. Aufgabe der systematischen Botanik ist die Feststellung der Pflanzen, welche jetzt existieren, sowie derjenigen, welche in früheren Epochen der Erdentwicklung lebten, und der Versuch, sie zu einem System zu gruppieren; dieses System soll einerseits der wissenschaftlichen Forderung gerecht werden, eine Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Pflanzen zueinander zu geben, anderseits dem praktischen Bedürfnisse nach Übersicht entsprechen.

Die systematische Botanik kann diese Aufgabe nur erfüllen, wenn sie all das verwertet, was die übrigen Richtungen der wissenschaftlichen Botanik ihr bieten; sie stützt sich daher insbesondere auf die Ergebnisse der Phytopaläontologie, Pflanzenphysiologie, Anatomie, Organographie, Pflanzengeographie und experimentellen Vererbungslehre.

Geschichtliche Entwicklung der systematischen Botanik¹⁾. Begreiflicherweise waren nicht zu allen Zeiten die Aufgaben der systematischen Botanik die gleichen. Auf eine erste, ausschließlich deskriptive und in erster Linie praktischen Bedürfnissen Rechnung tragende Periode folgte eine zweite Periode, in welcher daneben das Bedürfnis nach einer naturgemäß erscheinenden übersichtlichen Ordnung des Beobachtungsmateriales nach rein morphologischen Gesichtspunkten zur Geltung kam, während der Versuch, in der Systematik entwicklungsgeschichtliche Erkenntnisse zu verwerten, die dritte Periode charakterisiert.

Es ist durch die Individualität der Personen bedingt, daß in jeder der späteren Perioden einzelne Botaniker willkürlich oder unwillkürlich den Anschauungen vergangener Zeiten huldigten, was oft eine bedeutende Unklarheit in den Zielen der Gesamtdisziplin zur Folge hatte.

Der ersten der erwähnten Perioden gehören die meisten botanischen Arbeiten des Altertums (Theophrast, Dioscorides, Plinius), der Botaniker des Mittelalters; sowie der diesem zunächst folgenden Zeiten bis zum 16. und 17. Jahrhunderte an [O. Brünfels (1488—1534), Leonh. Fuchs (1501—1565),

¹⁾ Vgl. Winckler E., Geschichte der Botanik, 1854. — Meyer E. H. F., Geschichte der Botanik. 4 Bände. 1854—1857. — Sachs J., Geschichte der Botanik, 1875.

Hieron. Bock (1498—1554), Remb. Dodonaeus (1517—1586), Car. Clusius (1526—1609), Math. Lobelius (1538—1616), Casp. Bauhin (1550—1624)], wenn auch in manchen der letzteren schon Sinn für natürliche Verwandtschaft der Pflanzen unverkennbar zum Ausdruck kommt.

Die zweite Periode beginnt mit Andr. Caesalpin (1519—1602). Für sie charakteristisch ist das Bestreben, durch Auffindung der „richtigen Einteilungsprinzipien“ eine naturgemäße Anordnung und Einteilung des Pflanzenreiches zu treffen. Jedes der zahlreichen Werke im Beginne dieser Periode [wichtigste Vertreter außer dem Genannten: Joach. Jungius (1587 bis 1657), Rob. Morison (1620—1683), John Ray (1628—1705), Aug. Quir. Rivinus (Bachmann, 1652—1725), Jos. Pitton de Tournefort (1656—1708), Joh. Henr. Burckhart (1676—1738)] bedeutete schon einen Fortschritt auf diesem Wege. Man pflegt diese Zeit auch die Periode der „künstlichen Systeme“ zu nennen und damit anzudeuten, daß es der systematischen Botanik damals nur um die Schaffung einer „künstlichen“ Übersicht zu tun war, im Gegensatz zu den Bestrebungen der folgenden Zeit, welche die „natürliche Verwandtschaft“ in den „natürlichen Systemen“ ausdrücken wollte. Jene Bezeichnung ist nicht vollständig berechtigt, was am deutlichsten aus den Werken des bedeutendsten Vertreters dieser Periode, C. v. Linné (1707—1778) hervorgeht. Er bezeichnete ausdrücklich das „natürliche System“ als oberste Aufgabe der Botaniker²⁾ und machte selbst den Versuch, ein solches zu schaffen, indem er³⁾ 65 natürliche Ordnungen unterschied, welche vielfach mit heute angenommenen natürlichen Gruppen sich vollständig decken und einen bemerkenswerten Beweis für die Fähigkeit Linnés abgeben, natürliche Zusammenhänge zu erfassen. Neben diesen Grundzügen eines natürlichen Systems veröffentlichte Linné mit Rücksicht auf den von ihm klar erkannten Umstand, daß zur Zeit ein fertiges natürliches System noch nicht möglich war, zur leichteren Orientierung sein „Sexualsystem“, das sich also nach Linnés eigener Anschauung zum wissenschaftlichen System etwa verhält, wie eine Bestimmungstabelle zu einem solchen.

Linnés wissenschaftlich wertvolleres Werk, sein natürliches System, ist unbeachtet geblieben; sein 24 Klassen umfassendes „Sexualsystem“ fand bekanntlich ungeheuren Anklang und wird heute noch ab und zu verwendet, wo es sich um praktische Bedürfnisse handelt.

Linnés Bedeutung liegt nicht bloß in der Schöpfung seiner Systeme, sondern auch in der Schaffung einer präzisen botanischen Nomenklatur⁴⁾,

²⁾ „Primum et ultimum in parte systematica Botanices quaesitum est methodus naturalis“ (Classes plantarum seu Systemata plantarum, 1738, p. 484). — Wiederholt in Philosophia botanica, 1751, p. 27, dort mit dem berühmt gewordenen Satze: „Natura non facit saltus“.

³⁾ Vgl. das ersterwähnte Werk Linnés, S. 484 ff. „Fragmenta methodi naturalis“.

⁴⁾ Seine wichtigsten systematischen und nomenklatorischen Werke sind: „Genera plantarum eorumque characteres etc.“, 1737 und „Species plantarum“, 1753. — Eine vollständige Aufzählung der Schriften Linnés enthält: Junck W., Bibliographia Lin-

in seiner außerordentlichen klassifikatorischen Begabung, welche sich auch bei der Behandlung organographischer Fragen äußerte.

Wenn Linné auch in dem Aufbaue eines natürlichen Systemes die oberste Aufgabe der Botanik erblickte, so war doch das von ihm hierbei gemeinte „natürliche“ System keineswegs ein phylogenetisches; Linné war ein Anhänger des Dogmas von der Konstanz der Art, wenn er auch im Laufe seines Lebens seine diesbezüglichen ursprünglich extremen Ansichten⁵⁾ insoferne modifizierte, als er später die Neubildung von Arten zugab⁶⁾.

Die beiden Kategorien von Systemen, die Linné aufstellte, führten zunächst zu zwei Richtungen der Systematik. Die eine Richtung arbeitete an der weiteren Ausbildung des Linnéschen Sexualsystemes, des künstlichen Systemes. Es war eine in wissenschaftlicher Hinsicht fruchtlose Arbeit, die aber insoferne großen Nutzen brachte, als das Streben nach Ausbau dieses Systemes zu einer außerordentlichen Vergrößerung des Überblickes über das Pflanzenreich führte; als Vertreter dieser Richtung seien C. L. Willdenow (1765—1812), J. A. Murray (1740—1791), Chr. Persoon (1755—1837), J. Roemer (1763—1819) und J. A. Schultes (1773—1831) genannt.

Viel fruchtbarer gestalteten sich die Arbeiten der zweiten Richtung, der Ausbau des „natürlichen Systemes“. Die fortschreitenden Kenntnisse, betreffend den anatomischen Bau, die Vertiefung der vergleichenden Morphologie ermöglichte im Laufe der Zeit einen so tiefgehenden Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen zueinander, daß die Arbeiten der später zu besprechenden dritten Periode der Systematik, der phylogenetischen Systematik, ohne weiteres an die Arbeiten ihrer Vorgänger anschließen konnten. Phylogenetische Systeme waren trotzdem alle diese Systeme nicht, da sie durchwegs noch von Botanikern ausgingen, welche an der Konstanz der Spezies festhielten; der Begriff des natürlichen Systemes im Sinne eines entwicklungsgeschichtlichen Systemes setzt aber die Veränderlichkeit der Art voraus. Es dürfte daher angezeigt sein, die natürlichen Systeme der zweiten Periode, die Systeme von Caesalpin bis zum Schlusse dieser Periode, als morphologische Systeme im Gegensatze zu den phylogenetischen Systemen der dritten Periode zu bezeichnen.

naeana. Berlin 1902 und Junck W., C. v. Linné und seine Bedeutung für die Bibliographie. Berlin 1907. — Eine reiche Literatur über Linné erschien 1907 anlässlich der Zweihundertjahrfeier seines Geburtstages. In diesem Jahre begann auch die Veröffentlichung seines Briefwechsels durch die Universität Upsala, der reiche Aufklärungen über die Arbeitsmethode und die Anschauungen Linnés gibt (Bref och Skrifvelser af och till Carl von Linné. Stockholm, Aktiebolaget Ljus.).

⁵⁾ „Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens“ (Class. plant. 1738).

⁶⁾ „Species tot numeramus, quot diversae formae in principio sunt creatae“ (Philos. bot. 1751). — „Genericas has plantas miscuit natura, unde tot species congeneres, quot hodie existunt“ (Gen. plant., ed 6., 1764). — „Quisque cordatus Botanicus admonetur, ut ad ortum specierum posthac sollicitè attendat et experimenta instituat, utrum casu et arte produci queant“ (Amoen. acad., VI., 1763). — Vgl. Wettstein R. v., C. v. Linné. Festrede. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien, 1907.

Die Fortentwicklung der morphologischen Systeme nach Linné mag hier durch auszugsweise Mitteilung der wichtigsten derselben angedeutet werden.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeutet das System Ant. Laur. de Jussieus (1748—1836), der dasselbe nach analogen, aber weniger erfolgreichen Versuchen M. Adansons (1727—1806) und G. C. Oeders (1728 bis 1791) im Jahre 1789 veröffentlichte⁷⁾.

System A. L. de Jussieus:

I. Acotyledones.

1. Klasse mit 6 Familien (*Fungi*, *Algae*, *Hepaticae*, *Musci*, *Filices*, *Najades*).

II. Monocotyledones.

2.—4. Klasse mit Familie 7—22.

III. Dicotyledones.

A. Monoclinae.

a) *Apetalae*.

5.—7. Klasse mit Familie 23—33.

b) *Monopetalae*.

8.—11. Klasse mit Familie 34—58.

c) *Polypetalae*.

12.—14. Klasse mit Familie 59—95.

B. Diclinae.

15. Klasse mit Familie 96—100.

In der Unterscheidung der Monocotyledonen und Dicotyledonen, in der Schaffung systematischer Abstufungen durch Verteilung der Familien in Klassen, in der geschickten Umgrenzung vieler Familien und in deren Charakterisierung liegt die Stärke dieses Systems.

1819⁸⁾ veröffentlichte Aug. Pyr. de Candolle (1778—1841) sein vielfach angenommenes System, das die Jussieusche Basis beibehält, in dem wir aber von Vorzügen die Unterscheidung der Gefäß- und Zellpflanzen, die Ausscheidung der Thallophyten, die glückliche Anordnung und Umgrenzung vieler Familien, von Nachteilen vor allem die Unterordnung der Pteridophyten unter die Monocotyledonen⁹⁾ und die absteigende Gesamtanordnung bemerken:

⁷⁾ *Genera plantarum secund. ordines nat.* 1789.

⁸⁾ *Théorie élémentaire*. 2. Ed. — Vgl. auch *Prodrom. syst. fortges.* v. Alph. de Candolle.

⁹⁾ Von De Candolle später (1833) selbst korrigiert.

System A. P. de Candolles:

I. Klasse *Dicotyledoneae* (*Exogenae*).

1. Unterklasse *Thalamiflorae*.

4 Cohorten mit 51 Ordnungen.

2. Unterklasse *Calyciflorae*.

64 Ordnungen.

3. Unterklasse *Corolliflorae*.

23 Ordnungen.

4. Unterklasse *Monochlamydeae*.

20 Ordnungen.

II. Klasse *Monocotyledoneae* (*Endogenae*).

1. Unterklasse *Phanerogamae*.

21 Ordnungen.

2. Unterklasse *Cryptogamae*.

5 Ordnungen.

III. Klasse *Acotyledoneae* (*Cellulares*).

1. Unterklasse *Foliaceae*.

Musci et *Hepaticae*.

2. Unterklasse *Aphyllae*.

Lichenes, *Hypoxyla*, *Fungi*, *Algae*.

Zeitweise viel Beachtung fand ein von H. G. L. Reichenbach (1793 bis 1879) aufgestelltes¹⁰⁾, mehr auf naturphilosophischen Spekulationen als auf Beobachtungen beruhendes System. Viel größer jedoch war die Bedeutung eines unter Mitwirkung F. Ungers von St. Endlicher (1804—1849) durchgeführten Systems¹¹⁾.

System St. Endlicher's:

Regio I. *Thallophyta*.

Section 1. *Protophyta* (*Algae* und *Lichenes*).

Section 2. *Hysterophyta* (*Fungi*).

Regio II. *Cormophyta*.

Section 3. *Acrobrya*.

Cohors 1. *Acrobrya anophyta* (*Hepaticae* und *Musci*).

¹⁰⁾ Übersicht des Gewächsreiches. 1828.

¹¹⁾ Genera plantarum secund. ord. nat. 1836—1843.

Cohors 2. *Acrobrya protophyta* (*Calamariae, Filices, Hydropterides, Selagines, Zamiae*).

Cohors 3. *Acrobrya hysteroophyta* (*Rhizanthaceae*.)

Sectio 4. *Amphibrya* (*Monocotyledoneae*.)

Sectio 5. *Acramphibrya*.

Cohors 1. *Gymnospermae*.

Cohors 2. *Apetalae*.

Cohors 3. *Gamopetalae*.

Cohors 4. *Dialypetalae*.

A. Brongniart (1801—1847) stellte ungefähr gleichzeitig¹²⁾ mit Endlicher folgendes System auf:

I. Cryptogames.

1. *Amphigènes* (Algen, Pilze, Flechten).
2. *Acrogènes* (Moose, Gefäßkryptogamen und Characeen).

II. Phanérogames.

3. *Monocotylédones*.

- a) *Périspermées*.
- b) *Apérispermées*.

4. *Dicotylédones*.

A. *Angiospermes*.

- a) *Gamopétales*.
- b) *Dialypétales*.

B. *Gymnospermes*.

Der schwächste Punkt dieses Systemes war die Stellung der Gymnospermen, die Brongniart selbst früher zwischen die Monocotyledonen und Dicotyledonen gestellt hatte.

Weniger erfolgreich war das System J. Lindleys (1799—1856)¹³⁾, das jedoch in England viel Anerkennung fand.

Um die Mitte des 19. Jahrhunderts vollzog sich auf dem Gebiete der Botanik eine bedeutende Wandlung. Die schon in der ersten Hälfte des Jahrhunderts viel erörterte Frage der Bildung neuer Formen im Reiche der Organismen, welche um die Wende des Jahrhunderts Jean Bapt. de Lamarck (1744—1829) und Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772 bis 1844) in Fluß brachten, gelangte insbesondere durch die Werke Charles

¹²⁾ Enumération des genres des plantes cult. au Mus. d'hist. nat. de Paris, 1843.

¹³⁾ An introduction to the nat. Syst. 1830. — Nixus plantarum. 1833. — The vegetable Kingdom. Third edit. 1853; ein vorzügliches Handbuch mit einer vollständigen Übersicht der bis dahin erschienenen „natürlichen“ Systeme.

Darwins (1809—1882) zu einer scheinbar definitiven Beantwortung, welche den großen Erfolg hatte, daß das Dogma von der Konstanz der Arten fallen gelassen wurde und ganz allgemein die „natürliche Verwandtschaft“ der Pflanzen als der Ausdruck phylogenetischer Entwicklung angesehen wurde. Von selbst ergab sich für die Systematik die Forderung, daß das natürliche System die Aufgabe hat, so weit als möglich den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der Formen erkennen zu lassen. Es begann die dritte Periode der Systematik, die der phylogenetischen Systematik.

Aber nicht bloß auf das siegreiche Durchdringen der Deszendenztheorie ist dieser Aufschwung zurückzuführen, sondern auch auf die bedeutsamen Fortschritte, welche Pflanzenanatomie und Pflanzenphysiologie, vor allem aber das Studium der individuellen Entwicklung und die Untersuchungen der „Kryptogamen“ zutage förderten. Die diesbezüglichen Untersuchungen Schleidens, Naegelis, Payers, de Barys, Leszczy-Suminskis, Pringsheims u. a., insbesondere aber Hofmeisters trugen so viel zur Aufklärung der Beziehungen der großen Gruppen des Pflanzenreiches bei, daß es nur einer Verarbeitung der Kenntnisse in deszendenztheorischem Sinne bedurfte, um zu den Anfängen eines phylogenetischen Systemes zu gelangen.

Die ersten Systeme dieser Periode unterschieden sich in der Form noch wenig von den zuletzt besprochenen, sie bauten direkt auf den Endlicher'schen und Brongniart'schen Systemen weiter; nur die Tendenz, welche ihre Aufstellung beeinflusste, war bereits eine andere, sie sollten phylogenetische Systeme sein.

1864 wurde das System veröffentlicht, welches der hervorragende Morphologe Alex. Braun¹⁴⁾ der Anpflanzung der Stauden im Berliner bötanischen Garten zugrunde gelegt hatte.

System Alex. Brauns:

I. Stufe Bryophyta.

1. Klasse *Thalloidea* (*Algae, Lichenes, Fungi*).
2. Klasse *Thallophyllodea* (*Charinae, Muscinae*).

II. Stufe Cormophyta (*Filices*).

III. Stufe Anthophyta.

1. Hauptabteilung *Gymnospermae*.
2. Hauptabteilung *Angiospermae*.
 1. Klasse *Monocotyledones*.
 2. Klasse *Dicotyledones*.
 - A. *Apetalae*.
 - B. *Sympetalae*.
 - C. *Eleutheropetalae*.

¹⁴⁾ Ascherson P., Flora der Provinz Brandenburg. 1864.

Es kann dieses System nur in seinen Hauptabteilungen hier wiedergegeben werden; es zeigt insbesondere auch in der Anordnung und Umgrenzung der Familien das Bestreben, den genetischen Beziehungen Rechnung zu tragen.

Dasselbe gilt in noch höherem Maße von dem 1883 veröffentlichten System Ad. Eichlers¹⁵⁾:

A. Cryptogamae.

I. Abteilung *Thallophyta*.

1. Klasse *Algae*.

2. Klasse *Fungi* (als Gruppe derselben die *Lichenes*).

II. Abteilung *Bryophyta*.

III. Abteilung *Pteridophyta*.

B. Phanerogamae.

I. Abteilung *Gymnospermae*.

II. Abteilung *Angiospermae*.

1. Klasse *Monocotyleae*.

2. Klasse *Dicotyleae*.

Das System ging in viele der neuesten Handbücher über. E. Warming¹⁶⁾ akzeptierte es mit der prinzipiell wichtigen Weglassung der Einteilung in die beiden Hauptabteilungen der Cryptogamen und Phanerogamen.

Von den wesentlichsten Momenten in der nun folgenden Fortentwicklung des phylogenetischen Systemes sind hervorzuheben: Das System O. Drudes, ferner die Reformbestrebungen betreffend die Systematik der Thallophyten und insbesondere die Ausgestaltung des Gesamtsystemes durch fortgesetzte Verwertung neuer Entdeckungen aller botanischen Disziplinen.

Drude¹⁷⁾ betonte insbesondere (wie schon früher E. Krause) die selbständige Stellung der Monocotyledonen den Dicotyledonen gegenüber und die wesentliche Verschiedenheit zwischen den beiden Gruppen der Gymnospermen, den Cycadeen und Coniferen, welche er als den Mono-, respektive Dicotyledonen gleichwertige Entwicklungsreiche auffaßte.

F. Cohn wies 1872 darauf hin, daß die bis dahin allgemein übliche Einteilung der Thallophyten in Algen und Pilze eine rein künstliche, auf ein biologisches Merkmal begründete sei, und schlug eine Neueinteilung der

¹⁵⁾ Vgl. insbes.: Syllabus der Vorles. über spezielle und mediz.-pharmaz. Botanik. 3. Aufl. 1883; 4. Aufl. 1886.

¹⁶⁾ Haandbog i den system. Botanik. 2. Aufl. — Deutsch von Knoblauch. 1898; in der von M. Möbius besorgten 2. Aufl. der deutschen Ausgabe findet sich wieder die Rückkehr zur Einteilung in Kryptogamae und Phanerogamae.

¹⁷⁾ Die systematische und geogr. Anordnung der Phanerogamen. 1887.

Thallophyten auf Grund der graduell verschiedenen Ausbildungsweise der Sporen vor. Schon vorher war durch die Forschungen De Barys und S. Schwendeners die Aufklärung der Stellung der Flechten angebahnt worden.

Die Versuche Cohns wurden durch J. Sachs, Fischer und G. Winter fortgeführt; sie führten zwar zu keinem befriedigenden natürlichen System, hatten aber den Erfolg, daß infolge fortgesetzter Beschäftigung mit der Systematik der Thallophyten schließlich eine Anzahl von Organismengruppen als von den übrigen Thallophyten wesentlich verschieden erkannt und von ihnen systematisch getrennt wurde. J. Sachs¹⁸⁾ betonte die Notwendigkeit, innerhalb des Pflanzenreiches mehrere selbständige Formenkreise, die er Architypen nannte, zu unterscheiden. A. Engler¹⁹⁾ schied zunächst die *Myxomycetes* als *Myxothallophyta* von den übrigen Thallophyten ganz aus, er betrachtete innerhalb der letzteren die *Schizophyta*, *Dinoflagellatae*, *Bacillariales* als der Hauptmenge der Algen und Pilze gleichwertige Gruppen.

In der ersten Auflage dieses Handbuches (I. Band, 1901) wurden die Myxophyten, Schizophyten, Zygomphyten, Phaeophyten und Rhodophyten als entwicklungsgeschichtlich selbständige Formenkreise von den übrigen Thallophyten, welche als Euthallophyten bezeichnet wurden, abgetrennt und wurde betont, daß die Cormophyten zu den fünf erstgenannten Formenkreisen keinerlei nachweisbare entwicklungsgeschichtliche Beziehungen haben.

Zu wesentlich denselben Anschauungen gelangte F. Rosen²⁰⁾. Bei fortgesetztem Ausbaue seines Systemes akzeptierte auch A. Engler prinzipiell diesen Standpunkt, indem er unter Auflassung der ganzen Abteilung der Thallophyten 11 Abteilungen an deren Stelle setzte. Auch J. P. Lohs²¹⁾ und F. Oltmanns²²⁾ nehmen in ihren zusammenfassenden Werken polyphyletische Entwicklung der thallophytischen Pflanzen an.

Eine auf umfassende Vorarbeiten²³⁾ begründete systematische Übersicht des gesamten Pflanzenreiches stellt das System von A. Engler dar, dessen Hauptgruppen nach der neuesten Darstellung desselben²⁴⁾ folgende sind:

- I. Abteilung *Schizophyta*.
- II. Abteilung *Phytosarcodina*.
- III. Abteilung *Flagellatae*.
- IV. Abteilung *Dinoflagellatae*.
- V. Abteilung *Bacillariophyta*.

¹⁸⁾ Physiolog. Notizen X. Flora, 82. Bd., 1896.

¹⁹⁾ Syllabus der Vorlesungen über spezielle und mediz.-pharm. Bot. 1892.

²⁰⁾ Studien über das natürl. System d. Pfl. in Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, VIII. Bd., 1902.

²¹⁾ Vorträge über botan. Stammesgeschichte. I. Bd., 1907; II. Bd., 1909; III. Bd., 1911.

²²⁾ Morphologie u. Biologie d. Algen. I. Bd., 1904; II. Bd., 1905.

²³⁾ Engler A. und Prantl C., Die natürl. Pflanzenfamilien. 1887—1909 mit Nachträgen (das letzte Heft derselben erschien 1915).

²⁴⁾ Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl., 1912; 8. Aufl., 1919.

- VI. Abteilung *Conjugatae*.
- VII. Abteilung *Chlorophyceae*.
- VIII. Abteilung *Charophyta*.
- IX. Abteilung *Phaeophyceae*.
- X. Abteilung *Rhodophyceae*.
- XI. Abteilung *Eumycetes*.
- XII. Abteilung *Embryophyta asiphonogama*.
 - 1. Unterabteilung *Bryophyta*.
 - 2. Unterabteilung *Pteridophyta*.
- XIII. Abteilung *Embryophyta siphonogama*.
 - 1. Unterabteilung *Gymnospermae*.
 - 2. Unterabteilung *Angiospermae*.
 - 1. Klasse *Monocotyledoneae*.
 - 2. Klasse *Dicotyledoneae*.

Bis vor etwa 40 Jahren beruhte die phylogenetische Systematik auf der angenommenen oder vorausgesetzten monophyletischen Entwicklung des ganzen Pflanzenreiches. Die im vorstehenden kurz dargelegten neueren Forschungen ergaben für die sogenannten Thallophyten polyphyletische Entwicklung.

Ein von A. Kerner²⁵⁾ aufgestelltes polyphyletisches System des ganzen Pflanzenreiches kann nicht als gelungen bezeichnet werden.

Die vorstehende Skizze der historischen Entwicklung der botanischen Systematik bot Gelegenheit, eine Reihe der wichtigsten systematischen Handbücher zu nennen. Als Ergänzung hierzu mögen hier drei Sammelwerke genannt werden, welche, ohne auf die Systematik im allgemeinen einen wesentlich umgestaltenden Einfluß zu nehmen, zu den wichtigsten literarischen Erscheinungen auf dem Gebiete der systematischen Botanik gehören; es sind dies: Bentham G. et Hooker J. D., *Genera plantarum*, 3 Vol. 1862 bis 1883; Baillon H., *Histoire des plantes*, 13 Vol. 1867—1894 und Engler A., *Das Pflanzenreich*, seit 1900 erscheinend.

Die Abstammungslehre²⁶⁾ (Deszendenztheorie, Evolutionstheorie)

²⁵⁾ Pflanzenleben. II. Bd. 1891. — Einen originellen, wenn auch nicht glücklichen Versuch einer Einteilung der „Phanerogamen“ nach neuen Gesichtspunkten hat Van Tieghem (Bull. d. l. soc. bot. de France, 1897) gemacht. — Eine Reform des Systemes der Blütenpflanzen nach phylogenetischen Gesichtspunkten strebt in den letzten Jahren H. Hallier an; vgl. Entwurf d. nat. Syst. d. Blütenpflanzen. Bull. d. l'herb. Boissier, 2., III. Vol., 1903; ein zweiter Entwurf d. nat. Syst. d. Blütenpfl. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIII., 1905; Über *Juliania*, eine Terebinth.-Gattg. etc. Dresden 1908; L'origine et le syst. phylet. d. Angiosperm. Arch. Néerland. 1912. — Von neueren, den phylogenetischen Standpunkt stärker betonenden Hand- und Lehrbüchern seien genannt: Bonnier G. et Leclerc du Sablon, *Cours de Botanique*. 1905 u. f. — Gobi C., *Essai d'un système phylogenet. du règne végét.* 1916. — Chodat R., *Principes de Botanique*. 2 ed., 1911.

²⁶⁾ Wichtigste Literatur: Lamarck J. B. de, *Philosophie zoologique*. Paris 1809; deutsche Übersetzung von A. Lang, 1876. — Darwin Ch., *On the origin of the species*

als Grundlage der phylogenetischen Systematik. Die entwicklungsgeschichtliche Auffassung beherrscht heute die ganze Biologie. Wir haben uns daran gewöhnt, die uns umgebende Welt der Organismen nicht schlechtweg als etwas Gegebenes, sondern als das Ergebnis eines weit zurückreichenden, unendlich komplizierten Entwicklungsprozesses zu betrachten. Seit nahezu einem Jahrhundert arbeitet die Biologie auf der Grundlage der Abstammungslehre und die Erfolge, welche dabei erzielt wurden, haben bewirkt, daß wir in ihr nicht bloß den Ausdruck einer wertvollen Arbeitshypothese erblicken, sondern den Wunsch, ein bedeutungsvolles naturwissenschaftliches Ereignis zu erfassen und klarzustellen.

Die Erkenntnis, daß die in der Natur zu beobachtenden Tiere und Pflanzen nicht von starrer, gleichbleibender Organisation, sondern veränderlich sind, hat zuerst den Gedanken an die Möglichkeit einer Entwicklung, einer Evolution, nahe gelegt, daher kennzeichnet der Kampf für und gegen das Dogma von der „Konstanz der Arten“ den Beginn der deszendenztheoretischen Epoche am Ende des 18. und zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Die Möglichkeit, die Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches bei fortschreitender allseitiger Untersuchung in Beziehungen zueinander zu bringen, mußte die deszendenztheoretische Auffassung stärken; sie gelangte zum Siege, als die Paläontologie fortgesetzt Vorläufer der heutigen Tier- und Pflanzenwelt bekannt machte, als immer mehr die wunderbare Einheitlichkeit des Baues der Zellen und ihrer Teile mit einer anderen Auffassung unvereinbar wurde, als das Vorkommen rückgebildeter, sogenannter rudimentärer Organe, als zahlreiche biogeographische Tatsachen, als Erscheinungen in der ontogenetischen Entwicklung direkte Beweise lieferten. Nichts vermag schlagender die Berechtigung der Abstammungslehre zu erweisen, als der schon erwähnte Umstand, daß ein Jahrhundert intensivster biologischer Arbeit nur Bestätigungen und keine Widerlegung gebracht hat. Die Überzeugung von der Richtigkeit der Abstammungslehre zwingt uns, ihre Ergebnisse für alle Disziplinen der Biologie zu verwerten. Vor allem gilt dies für die Systematik, welche sich ja mit den mannigfaltigen Gestaltungen, in welchen uns die Organismenwelt entgegentritt, als mit Ergebnissen der Evolution, beschäftigt.

Prinzipien der phylogenetischen Systematik. Der Ausbau des Pflanzensystemes nach deszendenztheoretischen Gesichtspunkten ist das Ziel der phylogenetischen Systematik. Dieses Ziel ist aber weder rasch noch leicht zu erreichen. Die Annäherung an dieses Ziel hängt nicht bloß von der Vertiefung systematischer Forschungen ab, sondern auch

by means of nat. select. London 1859; deutsche Übersetzung von V. Carus, 8. Aufl., 1898. — Naegeli C., Mechanisch-physiol. Theorie d. Abstammungslehre. 1884. — Weismann A., Vortr. über Deszendenztheorie. 3. Aufl., 1913. — Haeckel E., Natürl. Schöpfungsgeschichte. 11. Aufl., 1910. — Hertwig O., Allgem. Biologie. 5. Aufl., 1920; Das Werden der Organismen. 2. Aufl., 1918. — Lotsy J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit bes. Berücksicht. d. botan. Teile der Frage. 1906 und 1908. — Schneider C. K., Einführung in die Deszendenztheorie. 1906. — Hertwig R. in Kultur der Gegenwart, II. Teil, 4. Bd., 1914. — Tschulok S., Deszendenzlehre. 1922.

von einzelnen glücklichen Funden und von den Fortschritten der übrigen Disziplinen der Botanik.

Die Aufgabe ist eine so außergewöhnlich große, daß wir uns gar nicht der Hoffnung hingeben können, daß sie je endgültig gelöst werden kann. Die verschiedenen phylogenetischen oder natürlichen Systeme, die bisher existieren, sind daher nichts anderes, als Versuche, sich dem Ziele zu nähern. Daraus folgt aber, daß jederzeit das System zum guten Teile den Charakter eines provisorischen haben muß, daß es Aufgabe des Systematikers ist, sich dieses provisorischen Charakters desselben bewußt zu sein und insbesondere bei der Anteilnahme an dem Aufbaue des Systemes alles zu vermeiden, was einem Ausbaue nach phylogenetischen Prinzipien später hinderlich in den Weg treten könnte.

Abgesehen von diesen in der Unzulänglichkeit unserer Methoden und unseres Erkenntnisvermögens begründeten Schwierigkeiten stellen sich noch andere nicht unbedeutende Hindernisse einer ganz befriedigenden Ausbildung des Systemes entgegen.

Zunächst ist in Betracht zu ziehen, daß unsere Systematik sich in erster Linie auf die heute lebenden Pflanzenformen stützt und sich auf dieselben stützen muß, weil die paläontologische Überlieferung eine zu lückenhafte ist. Es wäre nun sehr verfehlt, zu glauben, daß durch die heute lebenden Pflanzen der Stammbaum des Pflanzenreiches im allgemeinen sich überhaupt darstellen läßt. Wir sehen durchwegs nur die letzten Verzweigungen des Stammbaumes vor uns, und wenn wir im Systeme eine Form *a* einer zweiten Form *b* vorangehen lassen, weil wir erstere für die ursprünglichere ansehen, so kann dies zumeist höchstens in dem Sinne gemeint sein, daß in den Ahnen des Formenkreises *a* die Vorfahren des Kreises *b* zu suchen sind; vielfach wird dies nur so gemeint sein, daß nach unserer Vorstellung die Stammpflanzen von *b* etwa dem Typus *a* ähnlich gesehen haben könnten.

Die Entwicklung des Pflanzenreiches ist ein so kompliziertes Phänomen, daß sich dasselbe durch ein „lineares“ System überhaupt niemals wird ausdrücken lassen; wir werden daher bei Ausbau eines solchen immer nur bestrebt sein müssen, so weit als möglich phylogenetische Gesichtspunkte geltend zu machen.

Ferner wird auch eine große Ungleichwertigkeit des Systemes in seinen Teilen niemals zu vermeiden sein. Bezüglich der Phylogenie der jüngsten Formen stehen uns ganz andere und viel bessere Methoden zur Verfügung als bezüglich der Phylogenie älterer Typen; bei jenen können wir vielfach eine halbwegs exakte Durchbildung des Systems verlangen, bei diesen werden wir immer in höherem Maße auf Hypothesen angewiesen bleiben.

Schließlich darf niemals außer Acht gelassen werden, daß die phylogenetischen Beziehungen der Pflanzen zueinander so mannigfaltig und kompliziert sind, daß ein streng phylogenetisches System niemals so klar und übersichtlich sein kann, wie dies die praktischen Bedürfnisse der Botanik fordern. Da wir auf Klarheit und Übersichtlichkeit des Systemes

nicht verzichten können, so bleibt uns zunächst nichts anderes übrig, als jeweilig einen Mittelweg einzuschlagen, welcher dahin führt, daß die Übersichtlichkeit und Klarheit unserer phylogenetischen Systeme geringer ist als die der rein morphologischen, daß aber auch manche phylogenetischen Erkenntnisse sich zeitweise oder überhaupt im Systeme gar nicht ausdrücken lassen.

Systematische Einheiten. Überblickt man die Gesamtheit der Pflanzen, so zeigt es sich, daß die einzelnen Formen einander in höherem oder geringerem Maße ähnlich sind. Dabei ist der Ausdruck „ähnlich“ im weitesten Sinne gebraucht; er bezieht sich nicht bloß auf die größere oder geringere morphologische Übereinstimmung, sondern auf die Gesamtheit der Merkmale. Versucht man, diese Formen nach ihrer Ähnlichkeit zu ordnen — und dies tut die Systematik seit Jahrhunderten — so ergibt sich nicht eine kontinuierliche Formenreihe, sondern wir erblicken in dieser größere und kleinere Lücken. Seit lange fühlt man das Bedürfnis, die Formenreihen, welche von anderen durch solche Lücken getrennt sind, als Einheiten des Systemes zusammenzufassen, dabei Einheiten verschiedener Wertigkeit zu unterscheiden und die graduell niedrigeren Einheiten den höheren unterzuordnen.

Das phylogenetische System verlangt nun, daß das Einreihen der Pflanzen in solche Einheiten und die gegenseitige Über- und Unterordnung der Einheiten nicht bloß auf Grund der größeren und geringeren Ähnlichkeit erfolgt, sondern daß jede Einheit möglichst entwicklungsgeschichtlich Zusammengehöriges enthält, und daß die Über- und Unterordnung derselben ihrem phylogenetischen Verhältnisse entspreche, also den Ursprung der einzelnen Entwicklungsreihen und ihr relatives Alter zum Ausdrucke bringe. Da die entwicklungsgeschichtlichen Formenreihen, die sich beobachten lassen, ungemein ungleichwertig sind, indem ihr Alter ein sehr verschiedenes ist und der Grad der Gliederung, welcher in den verschiedenen Zeiträumen erlangt wurde, sehr wechselt, ist die Zahl der systematischen Einheiten, welche sich überhaupt aufstellen ließen, eine ganz außerordentlich große. Dem Bedürfnisse nach Übersichtlichkeit, das nach dem im vorigen Abschnitte Gesagten die Systematik nicht vernachlässigen darf, Rechnung tragend, hat es sich konventionell herausgebildet, eine relativ kleine Anzahl solcher Einheiten zu unterscheiden; diese sind, wenn wir von den höheren ausgehen und zu den niedrigsten herabsteigen:

Stamm (Phylum).

Abteilung (Divisio).

Klasse (Classis).

Ordnung oder Reihe (Ordo).

Familie (Familia).

Gattung (Genus).

Art (Species).

Untergruppen der Abteilungen, Klassen, Ordnungen sind: Unterabteilung (Subdivisio), Unterklasse (Subclassis), Unterordnung (Subordo); der Familien: Unterfamilie (Subfamilia), Tribus und Subtribus; der Gattungen: Untergattung (Subgenus), Sektion und Subsektion.

Schon aus dem Umstande, daß die Zahl der möglichen Einheiten eine außerordentlich große ist, daß wir der Erkenntnis einigen Zwang antun müssen, wenn wir sie auf die erwähnte Anzahl reduzieren, ergibt sich, daß diese Einheiten nicht gleichwertig sein können. Eine Gattung der Compositen kann bezüglich des Grades der Organausbildung oder der Länge der Entwicklungsdauer nicht leicht gleichwertig sein einer Gattung der Farne. Die Einheiten so weit als möglich gleichwertig zu gestalten, ist eine Forderung einer natürlichen Systematik, und daraus folgt von selbst das Bedürfnis nach Unterscheidung einer größeren Zahl von Einheiten, welches die Systematik der neueren Zeit kennzeichnet.

Aus der nicht zu vermeidenden Ungleichwertigkeit der systematischen Einheiten ergibt sich, daß eine Definition derselben im allgemeinen nicht möglich ist. Eine solche wird am ehesten möglich sein bezüglich der niedersten und höchsten Einheiten, die oben als „Arten“ und „Stämme“ bezeichnet wurden.

Unter der Bezeichnung eines Pflanzenstammes fassen wir alle jene Pflanzen zusammen, welche wir bei Anwendung aller uns zur Verfügung stehenden Methoden nicht in eine entwicklungsgeschichtliche Beziehung zu anderen Pflanzengruppen bringen können und deren entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang sich wenigstens wahrscheinlich machen läßt. Wir sind zwar vielfach nicht in der Lage, zu sagen, wo im Systeme eine Entwicklungsreihe ihren Anschluß hat, ohne deshalb von einem Pflanzenstamme zu sprechen; es wird dies dann der Fall sein, wenn die Organisation der betreffenden Pflanzen mit Bestimmtheit für nahe Verwandtschaft mit anderen Pflanzen spricht; so können wir beispielsweise über den Ursprung der Monocotyledonen nichts Bestimmtes sagen, zweifeln aber doch nicht an den nahen entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zu den Dicotyledonen. Wir werden also nur dann verschiedene Pflanzenstämme annehmen, wenn die Verschiedenheiten zwischen den Angehörigen dieser Einheiten so groß sind, daß wir sie nicht ungezwungen entwicklungsgeschichtlich zu erklären vermögen.

Man sollte erwarten, daß es nicht schwer ist, zu erklären, was eine Art, die letzte Einheit des Systemes ist, und doch sind die Schwierigkeiten hier nicht klein; sie sind dadurch hervorgerufen, daß die Arten etwas Veränderliches sind, daß fortwährend aus Arten neue entstehen. Während entwicklungsgeschichtlich ältere Arten durch leicht erkennbare Merkmale voneinander verschieden sind, werden die Unterschiede bei jüngeren Arten oft kleiner sein und der Beginn einer Artbildung wird vielfach morphologisch kaum angedeutet sein. Die Möglichkeit des Erkennens dieser verschiedenen Abstufungen der Arten hängt aber in erster Linie von der Befähigung oder Gründlichkeit des Beobachters ab, und darum ist die Festsetzung dessen,

was als letzte Einheit des Systems, als Art anzusehen ist, etwas rein Subjektives, je nach der Zeit und der Person Schwankendes.

Man wird daher als Art²⁷⁾ die Gesamtheit der Individuen bezeichnen können, welche in allen, dem Beobachter wesentlich erscheinenden Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen. Es wurde schon oben bemerkt, daß ein tieferes Eindringen in die phylogenetischen Beziehungen der Pflanzen zueinander das Bedürfnis nach Schaffung einer größeren Anzahl von Einheiten hervorruft. Dieses Bedürfnis hat sich insbesondere in der Systematik der Arten geltend gemacht, da hier es vielfach noch am sichersten möglich ist, die genetischen Beziehungen zu erforschen. Derartige dem Artbegriffe untergeordnete Einheiten sind: Die Unterart (Subspecies), die Modifikation (Modificatio), die Mutation (Mutatio). Diese Bezeichnungen werden je nach dem subjektiven Standpunkte Einzelner in recht verschiedenem Sinne gebraucht. Vom phylogenetischen Standpunkte aus können vielleicht diese Einheiten folgendermaßen erläutert werden. Jüngste Einheiten des Systemes, welche ihren Ursprung aus einer Art durch noch existierende Übergangsformen erweisen, sind die Unterarten²⁸⁾. Modifikationen sind bei den Individuen einer Art auftretende, auf äußere Einflüsse zurückführbare, nicht oder in geringem Maße vererbare Eigentümlichkeiten. Als Mutationen bezeichnet man bei einzelnen Individuen einer Art auftretende, auf äußere Einflüsse nicht direkt zurückführbare, vererbare Eigentümlichkeiten. Für innerhalb einer Art auftretende, auffallende Typen, die wir mangels von Beobachtungen oder Versuchen weder als Modifikationen noch als Mutationen bezeichnen können, dürften sich die vorläufigen Bezeichnungen Varietät (Varietas) oder Form (Forma) empfehlen. Durch Kreuzung entstandene Mittelformen zwischen Arten derselben Gattung oder verschiedener Gattungen werden als Bastarde (Hybriden) bezeichnet. Will man eine Gruppe von wesensgleichen Pflanzen bezeichnen, ohne etwas über ihre systematische Einordnung auszusagen, so gebraucht man den Ausdruck Sippe (Naegeli) oder Biotypus (Johannsen).

Stets müssen wir uns vergegenwärtigen, daß alle die genannten systematischen Einheiten als solche nicht in der Natur existieren, sondern daß es sich um begriffliche Abstraktionen handelt. Vor allem gilt dies von den höheren Einheiten des Systemes.

Reale Existenz haben nur die Individuen. Zweifellos eine Einheit bilden Individuen, welche bei Vermeidung jeder Fremdbefruchtung gleicher

²⁷⁾ Über die systematischen Einheiten und besonders den Artbegriff vgl. Plate L., Prinzipien der Systematik etc. in Kultur d. Gegenw., III. Teil, 4. Bd. (1914) und die dort zitierte Literatur; ferner Lotsy J. P., Fortschr. uns. Anschauungen über Deszendenz seit Darwin usw. Progr. rei bot., IV., 1913; Qu'est ce qu'une espèce? Arch. Néerl., Ser. III., Bd. III., 1916. — Lehmann E. in Zeitschrift f. ind. Abstammgsl., XI. Bd., 1913 und XII. Bd., 1914.

²⁸⁾ Ziemlich gleichbedeutend ist die oft, besonders für Kulturpflanzen, angewendete Bezeichnung Rasse.

Herkunft sind (Reine Linien²⁹⁾). Wenn wir weitere Einheiten konstruieren wollen, welche wenigstens in gewissem Sinne einheitlich sind, müssen wir wohl beachten, daß die Beschaffenheit, in welcher uns ein Organismus erscheint, sein Phänotypus durchaus nicht immer einen Rückschluß zuläßt auf seine wesentliche, auf seinen Anlagenkomplex beruhende Beschaffenheit, den Genotypus. Zwei Pflanzen können phänotypisch gleich erscheinen und doch genotypisch verschieden sein und umgekehrt. Eine Entscheidung wird in solchen Fällen nur das die Vererbung prüfende Experiment bringen können. Aus diesem Grunde spielt das Experiment gegenwärtig bei Versuchen, die letzten Einheiten des Systemes zu präzisieren, eine immer größere Rolle.

Wenn eine systematische Einteilung nur nach morphologischen Gesichtspunkten vorgenommen wird, dann ist es leicht, für die einzelnen Gruppen bezeichnende Merkmale anzugeben und sie damit zu charakterisieren. Viel schwieriger ist dies, wenn die Einteilung nach phylogenetischen Gesichtspunkten erfolgt, denn dann sind die Formen einer Gruppe nicht durch dieselben Merkmale zusammengehalten, sondern durch denselben Ursprung; die verschiedene Fortentwicklung kann aber zu ganz verschiedenen Merkmalen geführt haben. Die morphologische Systematik charakterisiert daher ihre systematischen Einheiten durch gemeinsame Merkmale; die phylogenetische Systematik wird oft an Stelle dieser morphologische Grenzwerte setzen müssen — wieder ein Umstand, der (vgl. S. 12) die phylogenetische Systematik zwar wissenschaftlich wertvoller, aber weniger klar und übersichtlich macht.

Nach dem oben Gesagten soll in einem phylogenetischen Systeme die Unterordnung einer systematischen Einheit unter eine andere eine bestimmte phylogenetische Beziehung ausdrücken. Eine solche Unterordnung sollte daher nur dann vorgenommen werden, wenn eine entsprechende phylogenetische Beziehung sich begründen läßt. Wenn dies nicht möglich ist, ist eine vorläufige, den morphologischen Verhältnissen entsprechende Aneinanderreihung der zur Beobachtung gelangten Typen jener Unter- und Überordnung vorzuziehen. Eine konsequente Durchführung dieses Grundsatzes ist allerdings schwer, weil der menschliche Geist unwillkürlich dazu drängt, das zum Ausdrucke zu bringen, was er als Ziel anerkannt hat.

Zum Zwecke der allgemeinen Verständigung hat man sich über eine bestimmte Art der Bezeichnung der Pflanzen und der Einheiten des Systemes, über eine bestimmte botanische Nomenklatur geeinigt³⁰⁾. Da die Frage der Nomenklatur keine wissenschaftliche, sondern eine rein konventionelle ist, ist es ganz angemessen, sie zeitweise durch Abstimmungen auf inter-

²⁹⁾ Johannsen W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 2. Aufl., 1913.

³⁰⁾ A. P. de Candolle, Lois de la nomenclature botanique. 1867. — Eine deutsche Übersetzung davon erschien 1868. — Briquet J., Règles internat. de la Nomenclature botanique adoptées par le Congrès internat. de Botanique de Vienne 1905. Mit engl. u. deutscher Übersetzung. Verhandl. d. intern. bot. Kongr. in Wien 1905. Jena 1906; 2. Aufl. 1912. — Actes d. III. Congr. intern. de Bot. Bruxelles. 1910. Vol. I.

nationalen Kongresses zu regeln. Die letzten derartigen Kongresse fanden 1905 in Wien und 1910 in Brüssel statt.

Nach den Bestimmungen derselben wird im Prinzip derjenige Name angewendet, welcher der betreffenden systematischen Einheit zuerst beigelegt wurde (Prioritätsprinzip), wobei man bis auf die Werke Linnés zurückgeht. Die Namen der Abteilungen und Klassen werden zumeist nach bemerkenswerten Eigentümlichkeiten gebildet, die der Ordnungen oder Reihen zumeist nach einer charakteristischen Familie und vielfach durch den Ausgang auf die Silben „-ales“ kenntlich gemacht. Familiennamen werden analog zumeist nach den Namen einzelner Gattungen gebildet und gehen auf die Silben „-aceae“ aus. Die Gattungsnamen haben substantivische Form. Jede Art wird durch zwei Namen bezeichnet, durch den Namen der Gattung und durch einen ihm angefügten Speziesnamen.

Bezeichnungen für Modifikationen, Mutationen, Varietäten u. dgl. werden dem Namen der Art, zu der sie gehören, beigelegt, so z. B. *Polygonum amphibium* modif. *terrestre*, *Fagus silvatica* mut. *purpurea*. Die Namen der Unterabteilungen, Unterklassen, Unterarten etc. folgen in bezug auf ihre Bildung den Namen der Abteilungen, Klassen, Arten etc. Bastarde werden durch die Namen der gekreuzten Arten bezeichnet, z. B. *Primula veris* × *vulgaris* oder *Primula veris* ♂ × *vulgaris* ♀, außerdem oft auch durch binäre Namen [z. B. *Medicago varia* (*M. sativa* × *falcata*)].

Zur Vermeidung von Mißverständnissen werden konventionell den Pflanzennamen die Namen der Botaniker, welche diese Namen schufen, in zumeist abgekürzter Form beigelegt. So bezeichnet *Myosotis alpestris* Schm. jenes Vergißmeinnicht, welches F. W. Schmidt *M. alpestris* nannte, *Nonnea pulla* (L.) DC. jene Pflanze, die Linné als *Lycopsis pulla* beschrieb, A. P. de Candolle jedoch später in die Gattung *Nonnea* versetzte. Dieses Beisetzen der Autorennamen hat jedoch nur dann einen Sinn, wenn derjenige, welcher den Namen gebraucht, damit wirklich einer Anschauung, die nicht mißverstanden werden soll, Ausdruck geben will. Wenn dies nicht der Fall ist, sinkt die Autorenzitation zu einer zwar sehr gebräuchlichen, aber wertlosen Formalität herab.

Monophyletische und polyphyletische Entwicklung. Daß Anpassung an gleiche Lebensverhältnisse ähnliche morphologische Ausbildung der Organismen hervorbringt, ist bekannt. Es steht nichts der Annahme im Wege, daß diese morphologische Ähnlichkeit so weit gehen kann, daß die betreffenden Organismen uns vollständig gleich oder wenigstens so ähnlich erscheinen, daß wir geneigt sind, sie als derselben systematischen Einheit angehörig anzusehen. Daraus ergibt sich, daß die morphologische Systematik mit der Möglichkeit der Existenz polyphyletischer Entwicklung mancher systematischer Einheiten rechnen muß. In der Tat nehmen wir heute für manche auf morphologischer Basis gewonnene Pflanzengruppen eine solche Entwicklung an. Als Beispiele nenne ich die „Flechten“, welche an eine gleichartige Lebensweise angepaßte „Pilze“ aus systematisch sehr ver-

schiedenen Gruppen umfassen, ferner einige Familien der Angiospermen, wie die Amaryllidaceen und Scrophulariaceen, welche in ihrer heutigen Umgrenzung ähnliche Entwicklungsstadien verschiedener Entwicklungsreihen umfassen dürften.

Anders steht die Frage allerdings vom Standpunkte der phylogenetischen Systematik. Da diese ihre systematischen Einheiten aus solchen Elementen aufbaut, welche dieselbe Entwicklung genommen haben, muß sie in dem Momente, in welchem sie die polyphyletische Abstammung einer für einheitlich gehaltenen Gruppe erkennt, diese Gruppe in so viele Einheiten auflösen, als verschiedene Entwicklungsprozesse vorliegen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieser Vorgang für die Übersichtlichkeit des Systems keineswegs von Vorteil ist, aber wir haben ja schon mehrfach gesehen, daß der phylogenetische Wert eines Systems oft nur auf Kosten der Übersichtlichkeit gewonnen werden kann. Allerdings verlangt die Rücksichtnahme auf dieselbe, daß nur dann jene Spaltung von systematischen Gruppen vorgenommen wird, wenn der polyphyletische Ursprung sich erweisen läßt. Wir werden daher zunächst auch in einem phylogenetischen System noch Gruppen finden, deren monophyletischer Ursprung fraglich ist.

Eine Frage von allgemeinerem Interesse ist die, ob die Gesamtheit jener Organismen, welche wir Pflanzen nennen, monophyletischen Ursprunges ist. Die meisten der bisher aufgestellten Systeme nehmen einen solchen Ursprung des Pflanzenreiches an. Es ist dies aus zwei Ursachen ganz begreiflich; einerseits konnte die Überzeugung von der Berechtigung deszendenztheoretischer Anschauung unwillkürlich zu der in der Annahme eines monophyletischen Ursprunges gelegenen Übertreibung deszendenztheoretischer Auffassung führen; anderseits waren die Kenntnisse betreffend die Gruppen mit einfacherer Organisation, die sogenannten Thallophyten, lange Zeit zu unvollkommen, als daß eine Entscheidung hätte gefällt werden können. Eine polyphyletische Entwicklung des Pflanzenreiches erscheint an und für sich möglich, wenn wir bedenken, daß der Begriff „Pflanze“ nicht induktiv gewonnen, sondern dem täglichen Leben entnommen wurde, so daß es ganz gut möglich ist, daß wir damit Organismen von verschiedener Herkunft mit analoger Organisation und Lebensweise bezeichnen.

Ich habe schon früher hervorgehoben, daß in jüngster Zeit die Stimmen sich mehrten, welche für eine polyphyletische Entwicklung des ganzen Pflanzenreiches eintreten (Eichler, Drude, Engler, Sachs u. a.). In der Tat ist es derzeit nicht möglich, für die Gesamtheit des Pflanzenreiches eine monophyletische Entwicklung zu erweisen. Für die höher organisierten Pflanzen, die sogenannten Cormophyten, läßt sich eine monophyletische Entwicklung, wenn auch nicht beweisen, so doch in hohem Maße wahrscheinlich und verständlich machen, und gerade die diesbezüglichen Erkenntnisse gehören zu den wertvollsten, welche die letzten Jahrzehnte ergeben haben. Dagegen erscheint es berechtigt, anzunehmen, daß unter den sogenannten Thallophyten Typen sehr verschiedener Abstammung zusammengefaßt wurden..

In dem Bestreben, diese Typen zu sondern, unterscheide ich in diesem Handbuche folgende sieben Stämme³¹⁾:

I. *Myxophyta*; II. *Schizophyta*; III. *Zygophyta*; IV. *Phaeophyta*; V. *Rhodophyta*; VI. *Euthallophyta*; VII. *Cormophyta*.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, sogar für sehr wahrscheinlich, daß unter den sechs ersterwähnten Stämmen (speziell unter VI) sich Abkömmlinge jener Typen befinden, von denen auch die Cormophyten abzuleiten sind, doch ist es derzeit unmöglich, derartige Typen mit einiger Sicherheit nachzuweisen, weshalb ich die durchgeführte Trennung — vorläufig wenigstens — für richtiger halte. Andererseits erscheint es mir möglich, daß einzelne der genannten Stämme (speziell gilt dies von Stamm III) in mehrere Stämme aufzulösen sein werden.

Eine kurze Charakteristik der unterschiedenen Stämme, sowie Bemerkungen über die Notwendigkeit der Unterscheidung derselben finden sich in dem der Behandlung dieser Stämme gewidmeten Teile dieses Handbuches.

Nicht uninteressant und in gewissem Sinne beweisend für die Berechtigung der Unterscheidung der aufgeführten Stämme erscheint mir ein Hinweis auf phylogenetische Beziehungen der Pflanzenstämme zu Organismen, welche gegenwärtig als Protozoen dem Tierreiche zugeschrieben werden, wie solche aus dem Schema in Abb. 24 hervorgehen.

Methoden der phylogenetischen Systematik. Wenn die fossilienführenden Ablagerungen der Erde in ununterbrochener Schichtenfolge anzutreffen und reicher an gut erhaltenen pflanzlichen Fossilien wären, dann wäre die Phytopaläontologie die wichtigste Grundlage für eine phylogenetische Systematik, da sie direkt die Vorfahren der heutigen Pflanzen, sowie den relativen Zeitpunkt ihres Auftretens bekannt machen könnte. Nun treffen leider diese Voraussetzungen nicht zu. Die Zahl der Fossilien ist dazu eine viel zu geringe, die Erhaltung derselben eine viel zu fragmentarische; die phylogenetische Systematik ist deshalb in erster Linie auf Methoden angewiesen, welche die phylogenetische Entwicklung des Pflanzenreiches erschließen lassen; diese Methoden liefert außer der Phytopaläontologie vor allem die vergleichende Morphologie, das Studium der individuellen Entwicklung und die Pflanzengeographie. Auch die Cytologie, Chemie und Physiologie haben zur Erkenntnis der Phylogenie schon viel beigetragen und damit die Anfänge von Methoden ergeben, die gewiß in der Zukunft größere Bedeutung erlangen werden.

Trotz der schon erwähnten Unzulänglichkeit der paläontologischen Überlieferung darf der Wert derselben nicht unterschätzt werden; speziell von der Zukunft sind noch wertvolle Ergebnisse der Phytopaläontologie³²⁾ zu

³¹⁾ Vgl. auch Sitzungsber. d. deutsch. naturw.-med. Vereines f. Böhmen „Lotos“, 1896, Nr. 8.

³²⁾ Die wichtigsten phytopaläontologischen Handbücher sind: Schimper W. Ph. und Schenk A., Paläophytologie, 1890; H. Graf zu Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie, 1887; Potonié H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, 1899, 2. Aufl.

erwarten; sie stand bisher zu sehr unter der Aufgabe der ersten Verarbeitung des kolossalen aufgesammelten Materiales, als daß sie planmäßig an die Erörterung phylogenetischer Fragen hätte schreiten können; trotzdem liegt eine Reihe wertvoller Resultate bereits vor. Die Phytopaläontologie hat uns mit einer ganzen Reihe ausgestorbener großer Gruppen des Pflanzenreiches bekannt gemacht, welche gerade jenem Teile des Cormophyten-systemes sich einfügen, der bei Beachtung der rezenten Formen allein einen recht lückenhaften Eindruck macht. Von solchen Gruppen sind besonders zu nennen: zahlreiche Typen, die zwischen die Farne und die Gymnospermen sich einfügen, vollständig ausgestorbene Klassen der Gymnospermen, ferner von Pteridophyten die Sphenophyllaceen, Calamariaceen, Lepidodendraceen, Sigillariaceen u. a. m. Im speziellen Teile dieses Buches werden diese Typen entsprechende Berücksichtigung erfahren.

Die Phytopaläontologie hat uns einen sehr wertvollen Beleg dafür erbracht, daß unter den Cormophyten die Angiospermen einen späteren Typus als die Gymnospermen und Pteridophyten darstellen, da letztere schon im Devon, Carbon und Perm sich fanden, während erst zur Kreidezeit Angiospermen auftraten. Auch das höhere Alter der Pteridophyten gegenüber den Gymnospermen drückt sich in der Reihenfolge der Fossilien klar aus.

Wesentlich hat die Phytopaläontologie dazu beigetragen, die Geschichte der Gesamtfiora großer Gebiete in den letzten Epochen der Erdentwicklung aufzuklären. Auf dieser Aufklärung beruht zum großen Teile die Verwertbarkeit der Pflanzengeographie für phylogenetische Forschungen, da sie Rückschlüsse aus der heutigen Verbreitung gewisser Formen auf ihre ehemalige Verbreitung und ihren früheren Bau zuläßt.

Auch der Versuch der Rekonstruktion der letzten Äste der Stammbäume gewisser Pflanzen auf Grund fossiler Reste wurde bereits mehrfach gemacht, und wenn auch die Resultate dieser Versuche noch nicht ganz einwandfrei sind, so deuten sie doch eine Arbeitsrichtung an, die bei Vervollkommen ihrer Methode wertvolle Ergebnisse verspricht. Beachtung verdient in dieser Richtung beispielsweise der Versuch, den Wedel-Aufbau der meisten rezenten Farne auf morphologische Veränderungen zurückzuführen, welche im Laufe der Zeit vor sich gingen und durch Fossilien in den einzelnen Stadien repräsentiert erscheinen (vgl. Abb. 1).

Die wichtigste Methode der natürlichen Systematik war zu allen Zeiten die vergleichend-morphologische³³⁾, welche aus einem ein-

von Gothan W., 1920; Zeiller R., *Éléments de Paléobotanique*, 1900; Scott D. H., *Studies in the fossil Botany*, 1900, 3. Aufl. 1920; Seward A. C., *Fossil plants, a text-book f. stud. of bot. and geol.*, 4 Bde., 1898—1921; Pelourde F. *Paléontol. végét.* 1913. — Vgl. ferner: Scott D. H., *The Present Position of Palaeozoic Botany*, *Progressus rei bot.*, Bd. I, 1907; Arber E. A. N., *Bibliography of literat. on palaeoz. foss. pl.*, a. a. O.; Laurent L., *Les progrès de la paléobot. angiosp. d. l. dern. décade*, a. a. O.; Zeiller R., *Les progrès de la paléobot. de l'ère des Gymnosp.*, a. a. O., Bd. II, 1907; Jongmans W. J., *Die palaeobot. Lit. seit 1910*.

³³⁾ Vgl. Hofmeister W., *Allgemeine Morphologie der Gewächse*, 1868. — Eichler A., *Blütendiagramme*, 1875—1878. — Drude O., *Morphologie der Phanerogamen* (Schenks

gehenden Vergleiche des morphologischen Aufbaues die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten der Pflanzen festzustellen trachtet und auf Grund derselben auf deren Verwandtschaft Schlüsse zieht. Dabei nimmt sie selbstverständlich Rücksicht auf alle Teile der Pflanzen, sie darf sich nicht bloß auf den organographischen Vergleich beschränken, sondern muß auch den anatomischen Vergleich durchführen.

Dieser morphologische Vergleich kann in deszendenztheoretischer Hinsicht nur dann wertvolle Resultate gewinnen, wenn er zu unterscheiden vermag zwischen Organen und Strukturen, welche auf gleicher Entwicklung beruhen, also entwicklungsgeschichtlich gleichwertig sind, und zwischen Organen und Strukturen, welche bei den verschiedensten Pflanzen in Anpassung an analoge Funktion auf verschiedenem Wege entstanden sind. Ähnliche Aufgaben bedingen ähnlichen Bau. Es können mithin entwicklungsgeschichtlich gleichwertige Organe sehr verschieden aussehen, wenn sie verschiedenen Funktionen angepaßt sind, es können entwicklungsgeschicht-

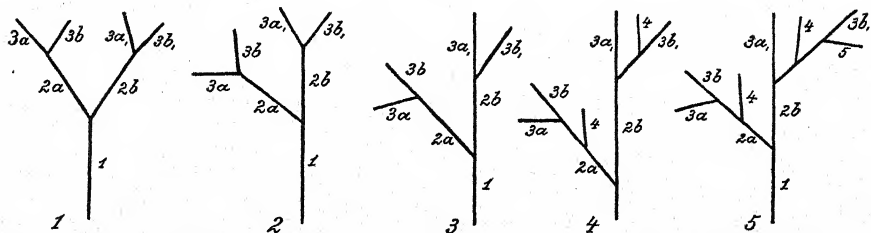


Abb. 1. Schematische Darstellung der Entwicklung des häufigsten (fiedrigen) Verzweigungstypus der lebenden Farne (Fig. 5) aus der dichtotomen Verzweigung der ältesten Farne (Fig. 1) durch Vermittlung der bei paläozoischen Farnen vorhandenen Art der Verzweigung (Fig. 3). — Nach Potonié.

lich grundverschiedene Organe überaus ähnlich sein, wenn sie ähnlichen Zwecken dienen. Entwicklungsgeschichtlich gleichwertige Organe und Strukturen, mögen sie ähnlich oder verschieden sein, nennt man homolog; entwicklungsgeschichtlich verschiedene Organe und Strukturen, die infolge ähnlicher Funktionen ähnlich sind, nennt man analog. Ein paar Beispiele werden die Unterscheidung erläutern. Organe, welche die Aufgabe haben, eine Pflanze an den Standort zu befestigen und zum Teil auch aus dem Substrate Nahrung zu entnehmen, kommen bei den phylogenetisch verschiedensten Pflanzen zur Entwicklung. Eine Zusammenstellung solcher Organe zeigt Abb. 2. Diese Organe sind keineswegs homolog, da sie bei entwicklungsgeschichtlich sehr verschiedenen Pflanzen auf sehr verschiedene Art und Weise zur Ausbildung kamen. Sie sind jedoch

Handb.), 1884. — Goebel C., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (a. a. O.), 1884; Organographie der Pflanzen, 1898–1901; 2. Aufl., 3 Bde., 1913–1922. — Pax F., Allgem. Morphologie der Pflanzen, 1890. — Coulter J. M. and Chamberlain Ch. J., Morphology of Spermatoph., I. u. II, 1903. — Velenovský J., Vergleichende Morphologie d. Pflanzen, I, 1905; II, 1907; III, 1910; IV, 1913.

der ähnlichen Aufgabe entsprechend sehr ähnlich; alle zeigen Verzweigung, Tendenz der Oberflächenvergrößerung, Mangel an Assimilation vermittelnden Stoffen usw. Der entwicklungsgeschichtlich sehr verschiedene Wert solcher analoger Bildungen wird auch für eine nach deszendenztheoretischen

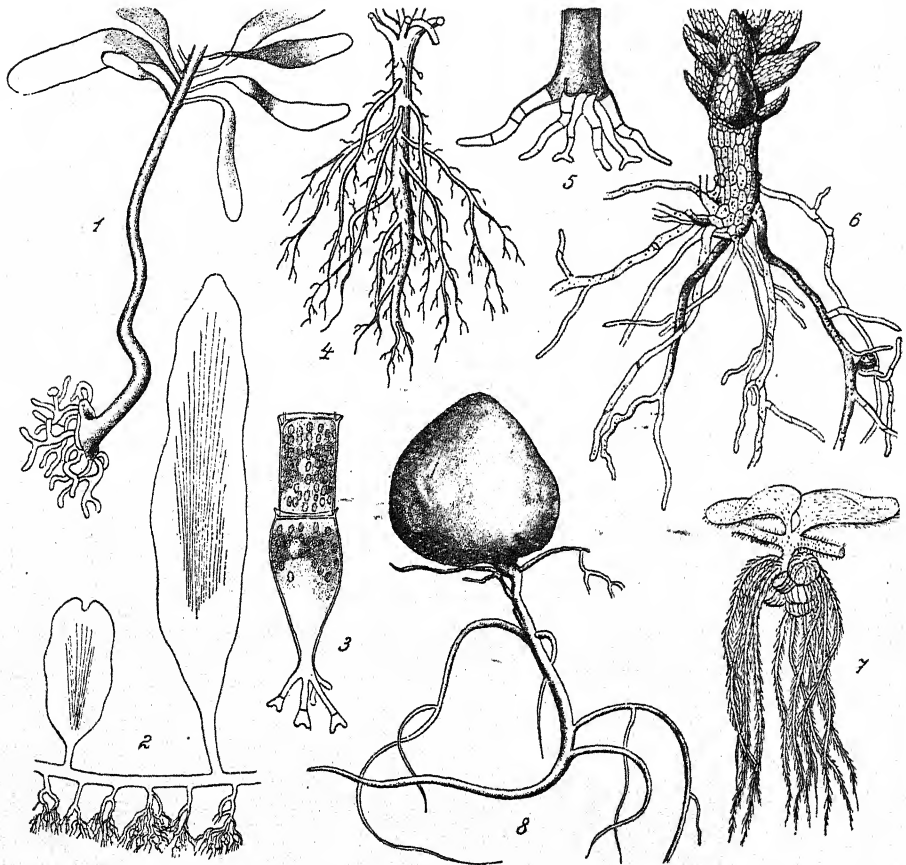


Abb. 2. Analoge Organe verschiedener Pflanzen. — Fig. 1. Basaler Teil von *Alaria esculenta* mit Rhizoid; nat. Gr. — Fig. 2. Stück von *Caulerpa prolifera* mit Rhizoiden; nat. Gr. — Fig. 3. Basaler Teil eines *Oedogonium*-Fadens mit Rhizoid; 250fach vergr. — Fig. 4. Wurzel von *Malva sylvestris*; nat. Gr. — Fig. 5. Rhizoid von *Syncephalis cordata*; 250fach vergr. — Fig. 6. Basaler Teil eines Stämmchens von *Bryum argenteum* mit Rhizoiden; schwach vergr. — Fig. 7. Wurzelähnliche Wasserblätter von *Salvinia natans*; etwas vergr. — Fig. 8. Rhizoid von *Phallus impudicus*; nat. Gr. — Original.

Gesichtspunkten vorgehende Organographie bestimmend sein, sie nicht mit demselben Namen zu belegen; man wird beispielsweise die Bezeichnung „Wurzel“ für die Organe der entwicklungsgeschichtlich einheitlichen Gruppe der Cormophyten reservieren.

Ein Organ der Cormophyten dagegen, das sich entwicklungsgeschicht-

lich bis zu den Pteridophyten zurückführen läßt, ist das Blatt. Es kann die verschiedensten Funktionen übernehmen und demgemäß, wie Abb. 3 andeutet, außerordentlich verschieden aussehen. Trotzdem sind alle in Abb. 3 dargestellten Organe homolog.

Nicht nur einzelne Organe können analogen Bau annehmen, sondern ganze Pflanzen können zu analogen Bildungen werden; es sei hier an die sukkulenten Euphorbiaceen, Asclepiadaceen und Kakteen, an die verschiedenen Entwicklungsreihen angehörenden „Flechten“ u. dgl. erinnert. Solche Fälle „morphologischer Konvergenz“ können begreiflicherweise eine natürliche Systematik ungemein erschweren. Die Voraussetzung jeder Verwertung der vergleichenden Morphologie für eine phylogenetische Systematik ist daher die scharfe Scheidung von Homologien und Analogien.

Was den Vorgang der vergleichenden Morphologie anbelangt, so besteht er im wesentlichen in dem Versuche, aus dem Vergleiche homologer Bildungen eine der Entwicklung entsprechende Stufenleiter dieser Bildungen zu konstruieren; sie unterscheidet wesentlich einfachere und weniger einfache Bildungen und sucht letztere auf erstere zurückzuführen und dadurch ihren Entwicklungsgang zu eruieren. In diesem Sinne bezeichnet sie auch die einfacheren Bildungen als niedriger organisiert, die weniger einfachen als höher organisiert und den Übergang der ersteren in letztere als eine Progression. Es ist aber von Wichtigkeit, zu betonen, daß nicht immer einfach erscheinende Organisation gleichbedeutend mit tiefer Entwicklungsstufe ist.

Da sich dieser Übergang bei den verschiedenen Pflanzengruppen in verschiedenster Weise vollzogen hat, ist es auch nicht möglich, allgemein gültige Prinzipien für diese Methode aufzustellen; sie muß von Fall zu Fall ein Verständnis für die Vorgänge zu gewinnen trachten. Einige in den meisten Fällen anwendbare Gesichtspunkte sollen hier hervorgehoben werden.

Als ein zumeist zutreffendes Kennzeichen höherer Organisation kann weitergehende Arbeitsteilung zwischen den Teilen der Pflanze, weitergehende Differenzierung in Organe gelten. Bei den einfachsten uns bekannten Pflanzen sehen wir eine Zelle alle Funktionen des Organismus verrichten; sie dient der Ernährung, der Erhaltung des Individuums und der Fortpflanzung. Von diesen Formen ausgehend, finden wir alle Übergänge bis zu jenen hochentwickelten Pflanzenformen, die durch weitgehende Komplikation der Lebenserscheinungen und weitgehende Gliederung in Organe unsere Bewunderung erregen.

Als ein zweites, zumeist zutreffendes Kennzeichen höherer Organisation kann eine erhöhte Gesetzmäßigkeit in der Ausgestaltung der einzelnen Organe aufgefaßt werden. Speziell bei den Fortpflanzungsvorgängen finden wir als den Ausdruck höherer Organisation sehr häufig den allmählichen Verlust der Fähigkeit, Fortpflanzungsorgane in unbestimmter Zahl und verschiedener Form zu bilden und die Tendenz, solche Organe in beschränkter Zahl und bestimmter Form zu entwickeln.

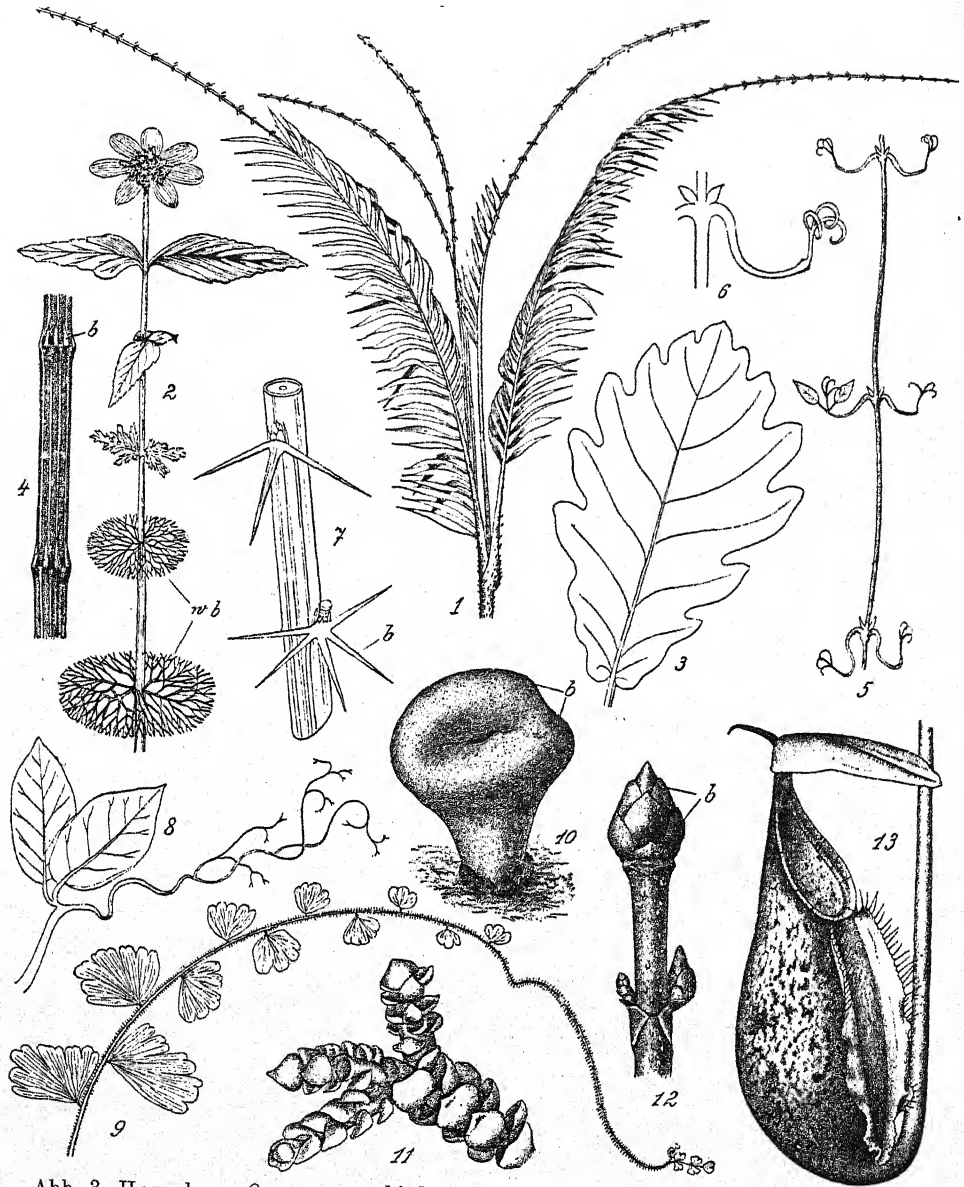


Abb. 3. Homologe Organe verschiedener Pflanzen. — Fig. 1. Klimmblätter von *Dae-
monorops hygrophilus*; verkl. — Fig. 2. Wasserblätter (wb) von *Bidens Beckii*; nat. Gr. —
Fig. 3. Laubblatt von *Quercus Robur*; verkl. — Fig. 4. Reduzierte Blätter (b) von *Casua-
rina muricata*; vergr. — Fig. 5 u. 6. Blattranken von *Bignonia argyroioliacea*; vergr. —
Fig. 7. Blattdornen (b) von *Berberis vulgaris*; nat. Gr. — Fig. 8. Blattranke von *Cobaea
scandens*; nat. Gr. — Fig. 9. Stolonenartiges Blatt von *Adiantum Edgeworthii*; nat. Gr. —
Fig. 10. Sukkulente Blätter (b) von *Mesembrianthemum Wettsteinii*; nat. Gr. — Fig. 11.
Rhizomschuppen von *Lathraea Squamaria*; nat. Gr. — Fig. 12. Niederblätter (Knospen-
decken, b) von *Aesculus Hippocastanum*; nat. Gr. — Fig. 13. Kanne von *Nepenthes Dominii*;
nat. Gr. — Fig. 1. nach Kerner, 2 nach Goebel, 3—13 Original.

Als ein weiteres Zeichen hoher Organisation kann eine Ausbildung der Organe betrachtet werden, welche bei geringstem Aufwande an Material und Arbeitsleistung den größtmöglichen Erfolg sichert. Die Infloreszenzen der Compositen und Umbelliferen können als Beispiele dieser Art genannt werden.

Abhängigkeit der Möglichkeit der Ortsveränderung gewisser Teile (Sporen, männliche Befruchtungsorgane) von der Gegenwart liquiden Wassers oder von der Bewegung der Luft kann im allgemeinen als Kennzeichen relativ einfacher Organisation, Anpassung an die Übertragung solcher Teile durch Tiere als Anzeichen späterer Entwicklung aufgefaßt werden.

Extreme und einseitige Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse, z. B: obligater Parasitismus, Minimum der Organbildung bei Xerophyten, zeigen Endglieder von Entwicklungsreihen.

Nur um anzudeuten, welcher Art die Gesichtspunkte sind, von welchen sich die vergleichende Morphologie leiten läßt, seien hier noch einige Kennzeichen angeführt, welche bei Angiospermen häufig Verwendung finden können.

Eingeschlechtige Blüten ohne Rudimente der fehlenden Geschlechtsorgane zeigen vielfach eine niedrigere Entwicklungsstufe an als zwittrige.

Zygomorphe Blüten lassen sich in der Regel von aktinomorphen ableiten.

Angiospermen mit quirliger Stellung der Blütenteile stehen meist systematisch „höher“ als solche mit schraubiger Stellung derselben.

Synkarpie (Vereinigung der Fruchtblätter) stellt eine höhere Entwicklungsstufe als Apokarpie dar; ebenso Versenkung des Gynöceums in die Achse u. dgl. m.

Eine vollständige Aufzählung derartiger Gesichtspunkte kann hier nicht angestrebt werden.

Ein wichtiges Hilfsmittel für die vergleichende Morphologie bildet das gelegentliche Vorkommen von rudimentären Organen.

Als rudimentäre Organe bezeichnet man funktionslose und rückgebildete Organe, deren Bildung aber trotzdem von der Pflanze erblich noch festgehalten wird, und welche infolgedessen auf morphologische Eigentümlichkeiten schließen lassen, die bei den Vorfahren der betreffenden Pflanze sich fanden. Die Deutung eines Organes als rudimentär erfordert stets große Vorsicht, da der Wegfall jedweder Funktion nicht immer leicht zu erweisen ist.

Abb. 4 zeigt eine Reihe solcher Organe.

Der Wert gelegentlich auftretender Mißbildungen³⁴⁾ oder Bildungsabweichungen für die vergleichende Morphologie liegt häufig darin, daß

³⁴⁾ Moquin-Tandon, *Elém. d. teratol. végét.* 1841. — Masters M. T., *Vegetable Teratology*, 1869; deutsch von U. Dammer. — Frank A. B., *Die Krankheiten der Pflanzen*, 1880. — Penzig O., *Pflanzen-Teratologie*, 1890—1894, 2. Aufl. 1921.

sie Bildungsmöglichkeiten darbieten, welche in der Organisation der Pflanze begründet sind und bei anderen Pflanzen regelmäßig vorkommen. Ferner können dadurch, daß frühzeitig die normale Fortentwicklung von Anlagen unterbrochen wird und diese Anlagen zu einer abnormen Ausgestaltung veranlaßt werden, entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten deutlich wahrnehmbar hervortreten, die sonst durch die normale Weiterentwicklung der Anlagen verdeckt erscheinen. Es kann auf diese Weise z. B. die normale

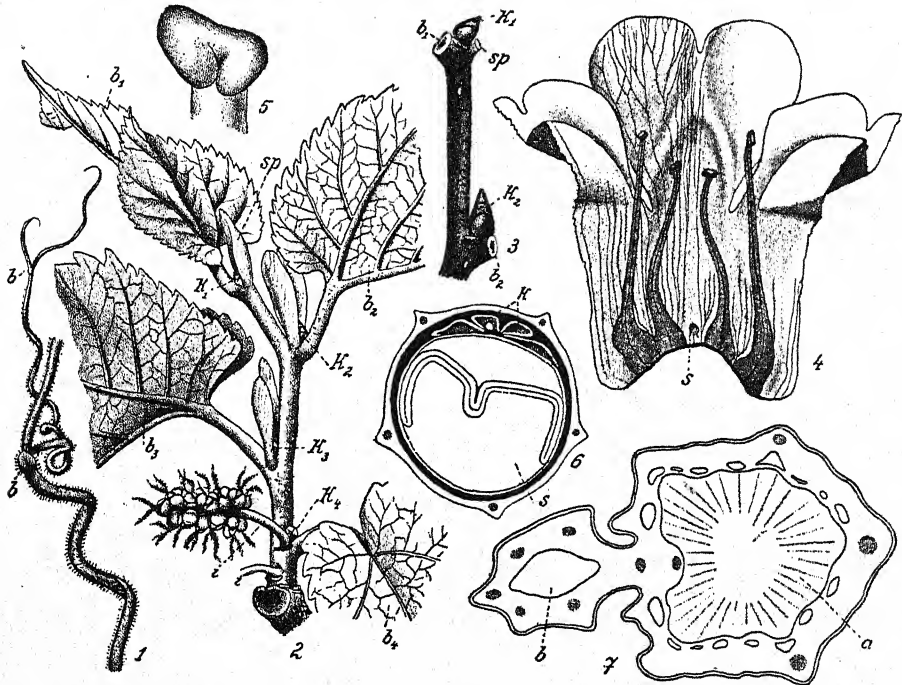


Abb. 4. Rudimentäre Organe. — Fig. 1. Ranke von *Vitis gonyglodes* mit rudimentären Blättern *b*; nat. Gr. — Fig. 2. Sproß von *Morus nigra* mit rudimentärem Sproßende *sp*; *b* Blätter, *i* Infloreszenzen, *K* axilläre Knospen; nat. Gr. — Fig. 3. Endteil desselben Sprosses im Winterzustande nach Abfallen von *sp*; nat. Gr. — Fig. 4. Geöffnete Korolle von *Antirrhinum maius* mit rudimentärem Staubblatt *s*; nat. Gr. — Fig. 5. Dasselbe vergr. — Fig. 6. Querschnitt durch die Frucht von *Tilia americana* mit vier rudimentären Fruchtknotenfächern *k*, *s* Same; etwas vergr. — Fig. 7. Querschnitt durch die Frucht von *Pimpinella calycina* mit rudimentärem Carpoid *b*; vergr. — Original.

Zusammensetzung eines Organes aus mehreren einzeln angelegten Organen deutlich werden u. dgl. m.

Man hat oft auf das Studium von Mißbildungen besondere Sorgfalt verwendet, weil man glaubte, daß durch kräftige Entwicklung sonst reduzierter oder bloß latenter Eigentümlichkeiten Rückschlagserscheinungen (Atavismen) auftreten können. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß solche Rückschläge wirklich vorkommen, wenn die Entwicklung ein gewisses Maß überschritten hat. Es hat sich nämlich gezeigt, daß auch für die Entwicklung

der Pflanzenwelt die Erscheinung der Irreversibilität, der „Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung“, charakteristisch ist. Ein einmal vollständig rückgebildetes, ein morphologisch ganz spezialisiertes Organ kann nicht mehr die Beschaffenheit einer früheren Entwicklungsstufe annehmen³⁵⁾.

Auf alle Fälle verlangen aber Mißbildungen schon deshalb eine sehr vorsichtige Verwertung, weil es niemals ganz ausgeschlossen ist, daß sie doch etwas ganz Abnormes darstellen, wie dies z. B. bei den meisten durch Parasiten veranlaßten Mißbildungen der Fall ist.

Schon früher wurde hervorgehoben, daß die vergleichende Morphologie als Hilfswissenschaft der phylogenetischen Systematik sich nicht auf den organographischen Vergleich beschränken darf, sondern auch den anatomischen Vergleich heranziehen muß. Diese naturgemäß erst in jüngster Zeit allgemeiner in Anwendung gebrachte „anatomische Methode“³⁶⁾ hat schon wesentlich zur Vertiefung der Systematik beigetragen. Sie erfordert in demselben Maße wie der organographische Vergleich genaue Unterscheidung zwischen Homologien und Analogien, da gerade auch im anatomischen Baue analoge Funktionen durch ähnliche Ausbildung sich äußern³⁷⁾. Die anatomische Methode bietet nicht bloß Anhaltspunkte, um verschiedene Stufen der Organisation abzuschätzen, sondern eignet sich insbesondere häufig in hohem Maße dazu, die entwicklungsgeschichtliche Zugehörigkeit eines äußerlich stark veränderten Typus zu erkennen. Gewisse histologische Eigentümlichkeiten können nämlich, wenn sie einmal zur Ausbildung gelangt sind, lange Zeit erblich festgehalten werden, ohne deshalb die mannigfaltigste Anpassung der betreffenden Pflanzengruppe zu hindern oder durch diese Anpassung selbst eine Veränderung zu erfahren.

Es ist beispielsweise bekannt, daß Pflanzen mit bikollateralen Gefäßbündeln in den Stengeln ebenso den verschiedensten Bedingungen angepaßt sein können, wie Pflanzen mit kollateralen Bündeln. Es ist kein Hindernis vorhanden, daß einmal erworbene bikollaterale Bündel lange Zeit in einer Entwicklungsreihe erhalten bleiben und ein vorzügliches Kennzeichen einer in diese Entwicklungsreihe gehörenden Pflanze abgeben.

Wertvolle Aufschlüsse kann die phylogenetische Forschung aus dem Studium der Entwicklungsgeschichte des einzelnen Individuums, der Ontogenese, erhalten. Der Botaniker Fritz Müller hat das Gesetz aufgestellt, daß die Ontogenese eine kurze und schnelle Wiederholung der Phylogenese ist, und E. Haeckel hat dieses Gesetz nicht bloß akzeptiert, sondern geradezu als biogenetisches „Grundgesetz“ bezeichnet. Dieses Gesetz drückt, so weit die Pflanzenwelt in Betracht kommt, die Verhältnisse nicht ganz richtig aus, indem von einer allgemeinen Wiederholung der phylo-

³⁵⁾ Dollo L., Les lois de l'évolution (Bull. d. l. soc. belg. de Géologie, vol. VII, 1893). — Vgl. auch Goebel K., Organographie, 1. Aufl., S. 152ff.

³⁶⁾ Vgl. Radlkofer, Über die Methoden in d. bot. Syst., insbes. d. anat. Methode, 1883. — Solereder H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899; Ergänzungsbd., 1908.

³⁷⁾ Vgl. Haberlandt G., Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., 1918.

genetischen Entwicklung in der Ontogenese der Pflanzen nicht die Rede sein kann. Der Grad der Anwendbarkeit dieses Gesetzes ergibt sich aus folgender Betrachtung. Zunächst ist, wie aus einem der folgenden Abschnitte dieses Buches hervorgehen wird, zu beachten, daß Veränderungen der Organisation von Pflanzen, auf welchen ja die Phylogenie beruht, in zweifacher Art vor sich gehen können, entweder sozusagen sprungweise oder durch allmähliche Umprägung. Im ersteren Falle tritt mit einem Schlage etwas Neues in Erscheinung, das schon in der ersten Anlage etwas Neues ist; im letzteren Falle kann die individuelle Entwicklung bis zu einem gewissen Stadium den vererbten Gang einschlagen und dann erst die Abweichung zeigen. Dies gilt ebenso von ganzen Pflanzen, wie von einzelnen Organen; im ersteren Falle wird die Ontogenie in bezug auf die Phylogenie nichts lehren, im letzteren Falle kann sie wertvolle Aufklärungen geben. An einem relativ einfachen Beispiele mag dies erläutert werden. Aus einer angiospermen Pflanze mit pentamerer Blüte kann auf zweifachem Wege eine solche mit tetramerer Blüte werden, entweder durch plötzliche Änderung der Gesamtorganisation, und dann wird schon die erste Anlage der Blüte keine Andeutung des pentameren Ursprunges, sondern sofort eine tetramere Ausbildung zeigen; oder es erfolgt die Umwandlung durch allmähliche Reduktion eines Gliedes oder durch Verwachsung zweier Glieder, dann kann die Anlage noch pentamer sein und die Reduktion, respektive Verwachsung erst im Laufe der weiteren Entwicklung eintreten.

Ferner ist zu beachten, daß die meisten charakteristischen Eigentümlichkeiten der Pflanzen Anpassungen sind, und daß Eigentümlichkeiten der Vorfahren infolgedessen nur dann erblich in noch erkennbarer Form festgehalten werden können, wenn sie entweder Vorgänge und Organe betreffen, die der Anpassungsnotwendigkeit überhaupt ganz entzogen sind, oder wenn sie in dem betreffenden Entwicklungsstadium Anpassungen darstellen.

Vorgänge und Organe der ersteren Art sind vielfach die im Innern von Organen sich abspielenden Befruchtungsvorgänge, die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen, Anlagen von Organen verschiedener Art überhaupt; in die zweite Kategorie von Erscheinungen gehört vielfach die Ausbildung der ersten Entwicklungsstadien, welche unter anderen äußeren Verhältnissen vor sich geht als die der späteren Stadien.

Auf diesen Tatsachen beruht z. B. der Wert, den das Studium der Befruchtungsvorgänge und der Embryogenie für die Phylogenie hat, ferner der Wert des Studiums der Jugendformen.

Die Befruchtungsvorgänge der Gymnospermen und Angiospermen spielen sich beispielsweise im Innern von Organen, oft in hohem Maße der Sphäre der Anpassungen entzogen, ab. Es ist ganz verständlich, daß hier lange Zeit hindurch gewisse Erscheinungen in so wenig veränderter Form sich vollziehen können, daß es nicht zu schwer fällt, Homologien aufzudecken, und gerade derartige Studien haben, wie noch im speziellen Teile ausführlicher darzulegen sein wird, überaus wertvolle phylogenetische Aufklärungen

gebracht; ich verweise hier nur kurz auf die Zurückführbarkeit der in Betracht kommenden Organe der Angiospermen auf jene der Gymnospermen und Pteridophyten.



Abb. 5. Jugendformen mit atavistischen Blättern *a*. — Fig. 1. *Lathyrus Aphaca*. — Fig. 2. *Callitris articulata*. — Fig. 3. *Ulex Welwitschianus*. — Fig. 4. *Carmichaelia australis*. — Fig. 5. *Acacia verticillata*. — Fig. 6. *Acacia alata*. — Fig. 7. *Berberis vulgaris*. — Alle Fig. in nat. Gr. — Fig. 1 nach Goebel, 3 nach Reinke, 4 u. 6 nach Hildebrand, 5 nach Lubbock, 2 u. 7 Original.

Ähnlich verhält es sich mit den Erscheinungen bei der Ausbildung des Embryos.

Das Studium der Jugendformen der Pflanzen nach dem Heraustreten derselben aus dem Samen oder der Spore liefert in vielen Fällen wertvolle

Ergebnisse, in anderen verläuft es resultatlos³⁸⁾. Dies richtet sich, wie schon erwähnt, danach, ob die erblich festgehaltenen Eigentümlichkeiten der Vorfahren in den ersten Stadien der Entwicklung Anpassungen sind oder nicht. Ersteres trifft beispielsweise dann zu, wenn die Fortentwicklung der ganzen Formenreihe gleichbedeutend ist mit einer zunehmenden Unabhängigkeit von dem befeuchteten Erdboden. Betrachten wir z. B. Pflanzen, welche jetzt in hohem Maße an die Entfaltung ihrer assimilierenden Sprosse in Luft von geringer Feuchtigkeit bei großer Lichtintensität angepaßt sind, jedoch von solchen abstammen, welche unter Verhältnissen mit größerer Luftfeuchtigkeit und geringerer Lichtintensität lebten und demgemäß jene Anpassungen nicht besaßen. Es wird hier ganz gut möglich sein, daß die Jugendformen, die nahe dem Boden oder im Schatten anderer Pflanzen, also unter weniger extremen Verhältnissen zur Entwicklung kommen, die Erstlingsblätter in der von den Vorfahren überkommenen Form ausbilden. Abb. 5, Fig. 1—7 zeigt eine Reihe solcher besonders instruktiver Fälle, ferner einen Fall (*Berberis*), bei dem die späteren Blätter in Schutzmittel gegen Tierfraß umgebildet sind, während die ersten Blätter Assimilationsorgane sind. Instruktiv ist in Hinblick auf diese Fälle, daß Pflanzen, welche

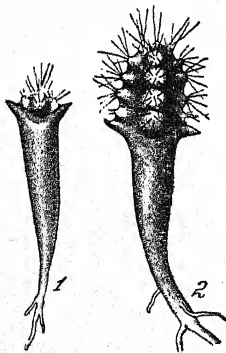


Abb. 6. Keimpflanzen von *Cereus* sp.; nat. Gr.

in allerextremster Weise an hohe Trockenheit und Lichtintensität angepaßt sind, bei denen also selbst die jüngsten Entwicklungsstadien schon diesbezügliche Anpassungen zeigen müssen, solche „atavistische“ Jugendblätter nicht besitzen, so z. B. viele Kakteen (vgl. Abb. 6).

Auf analogen Ursachen beruht die Bedeutung des Studiums der Ontogenie für die phylogenetische Erkenntnis der niedrigsten Cormophyten. Die Fortentwicklung der Muscineen zu den Pteridophyten beruht auf einer zunehmenden Unabhängigkeit der die Assimilationsorgane tragenden Teile von der Gegenwart liquiden Wassers. Es ist darum von hohem Interesse, zu sehen, wie beispielsweise die ersten noch von der Gegenwart liquiden Wassers abhängenden Entwicklungsstadien eines Farnes in ihrem Gesamtaufbaue die Entwicklung weit vorgeschrittener, aber noch von der Gegenwart des Wassers in hohem Maße abhängiger Stadien von Muscineen wiederholen (Abb. 7).

Ein in neuerer Zeit mit Recht stärker gepflegter Zweig der Morphologie ist die experimentelle Morphologie³⁹⁾. Sie liefert nicht direkte systematische Ergebnisse, wohl aber wirft sie ein Licht auf die Bedingungen der morphologischen Gestaltung, welches ein tieferes Eindringen in das

³⁸⁾ Vgl. auch Goebel K., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, LXXII, 1889. — Diels L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreiche, 1906.

³⁹⁾ Vgl. Klebs G., Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. naturf. Ges. in Halle, 1906 und die daselbst zitierte Literatur. — Goebel K., Einleitung in die experimentelle Morphologie, 1908.

Wesen morphologischer Verschiedenheiten gestattet. — Eine andere experimentelle Disziplin, welche sich in den letzten Jahrzehnten außerordentlicher Pflege erfreute, ist die experimentelle Vererbungslehre⁴⁰⁾. Jede Evolution beruht einerseits auf der Erhaltung der bereits erlangten Organisation durch Vererbung und anderseits auf der Möglichkeit, über den Rahmen der erbten Organisation hinauszugehen. Eine vertiefte Erkenntnis der Vererbungserscheinungen muß daher von größter Bedeutung für die Beurteilung des Evolutionsphänomens und damit der phylogenetischen Systematik sein. In der Tat sind die Ergebnisse der experimentellen Ver-

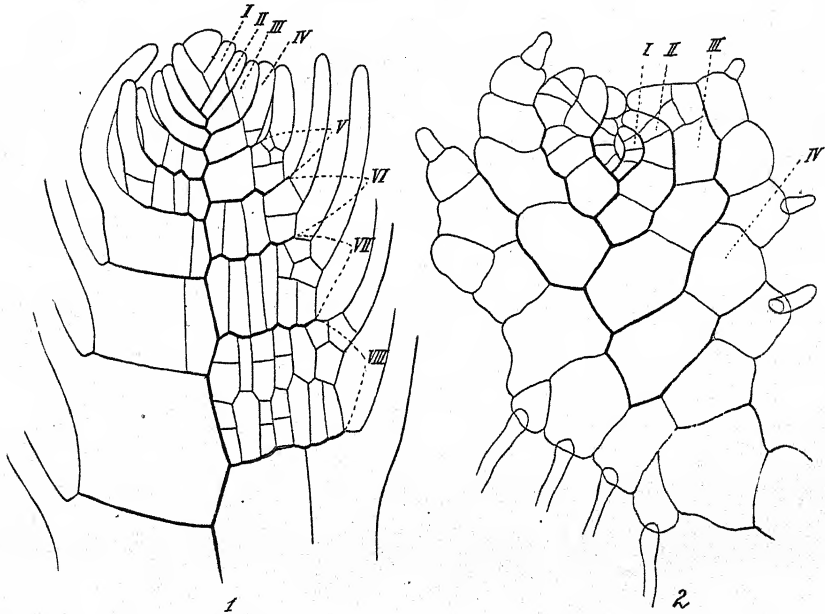


Abb. 7. Beispiel homologer Wachstumsvorgänge. — Fig. 1. Stämmchenspitze von *Fontinalis antipyretica* im optischen Längsschnitte. I, II, III—VIII durch Teilung der Scheitelzelle entstandene Segmente. — Fig. 2. Junges Prothallium von *Blechnum occidentale*, I—IV wie in Fig. 1. — Fig. 1 nach Leitgeb, 250fach vergr., Fig. 2 nach E. Lampa, 150fach vergr.

erbungslehre von größter Bedeutung. In einer Hinsicht verlangen aber ihre Ergebnisse kritische Verwertung. Bei fast allen biologischen Experimenten

⁴⁰⁾ Einige der wichtigsten Handbücher für diese Disziplin sind: Johannsen W., Elemente d. exakt. Erblchkeitslehre, 2. Aufl., 1913. — Correns K. u. Goldschmidt R., Die Vererb. und Best. d. Geschlechts, 1913. — Goldschmidt R., Einf. in d. Vererbungswissenschaft, 2. Aufl., 1913. — Haecker V., Allg. Vererbungsl., 2. Aufl., 1913. — Baur E., Einführung i. d. experim. Vererbungsl., 3. u. 4. Aufl., 1919. — Plate L., Vererbungslehre, 1913. — Bateson W., Mendels Princ. of Heredity, 3. impr., 1913. — Darbishire A. D., Breed. and the Mendel. Discovery, 1911. — Walter, Genetics. An Introd. to the Study of Hered., 1913. — Morgan Th. H., The phys. basis of hered., 1919; deutsche Ausgabe von Nachtsheim, 1921.

ist das Resultat die Beantwortung einer schon in bestimmter Richtung gestellten Frage; eine Entscheidung bringt es daher zunächst nur für diese Frage. Wenn beispielsweise die Vererbungserscheinungen nur auf Grund von Kreuzungsversuchen studiert werden, so darf man sich nicht wundern, wenn das Ergebnis nur die Frage beantwortet, welche Rolle die Kreuzung bei der Evolution spielt.

Eine Methode der phylogenetischen Systematik, welche sich mit größerem Erfolge nur bezüglich der niedersten Einheiten des Systemes, der Arten, anwenden läßt, aber den großen Vorzug einer möglichst objektiven Betrachtungsweise darbietet, ist die geographisch-morphologische⁴¹⁾. Sie geht von der Erfahrung aus, daß sehr häufig Pflanzenarten im Zusammenhange mit bestimmten äußeren Verhältnissen entstehen. Diese äußeren Verhältnisse,

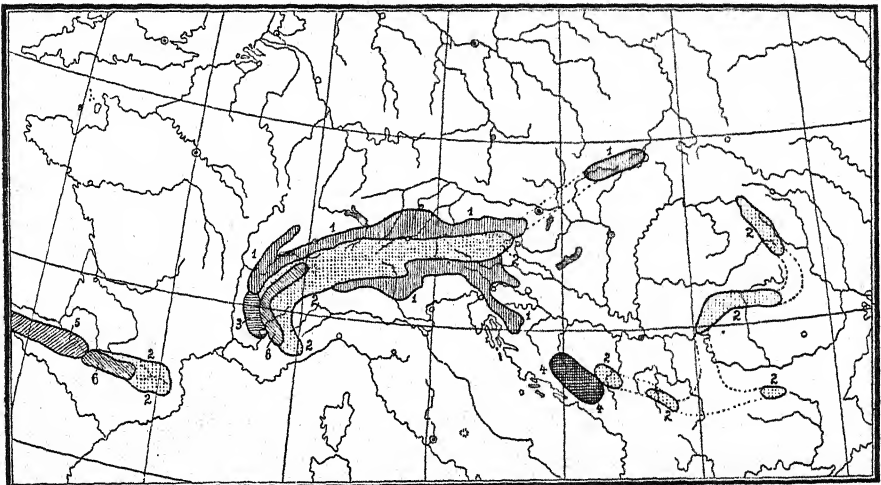


Abb. 8. Verbreitungsgebiete nahe verwandter, denselben Ursprung aufweisender Arten. — 1. *Gentiana Clusii*, 2. *G. Kochiana*, 3. *G. angustifolia*, 4. *G. dinarica*, 5. *G. occidentalis*, 6. *G. alpina*. — Nach Jakowatz.

nämlich Beschaffenheit des Klimas, des Bodens usw. sind in bestimmter räumlicher Weise auf der Erde angeordnet. Es ist daher schon im vorhinein zu erwarten, daß die in Anpassung an diese Verhältnisse entstandenen Arten analoge räumliche Verbreitung aufweisen und somit aus ihrer Verbreitung auf ihre Entstehung zurückschließen lassen. Diesbezügliche Untersuchungen haben in der Tat das Zutreffen dieser Voraussetzung ergeben. Es hat sich beispielsweise herausgestellt, daß Arten von gemeinsamem Ursprung, deren Entstehung in die jüngste Zeit fällt, sehr häufig aneinandergrenzende, aber einander ausschließende Areale bewohnen (vgl. Abb. 8), daß das Vorkommen in weit getrennten oder in demselben Areale auf geringere Verwandtschaft schließen läßt u. dgl.

⁴¹⁾ Vgl. Wettstein R., Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik, 1898.

Es kann daher durch Anwendung dieser Methode nicht nur eine Scheidung von Arten verschiedenen Alters vorgenommen werden, sondern es kann, wenn die Geschichte des Klimas der in Betracht kommenden Gebiete bekannt ist, auch der Entwicklungsgang vielfach mit großer Wahrscheinlichkeit verfolgt werden. Die bei jüngeren Artengruppen gewonnenen Resultate werden dann weiterhin auch unter günstigen Verhältnissen Gesichtspunkte für die Beurteilung des entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhanges höherer systematischer Einheiten ergeben. Aus dem Gesagten geht schon hervor, daß diese Methode nur auf die Pflanzenwelt geologisch gut bekannter Gebiete Anwendung finden kann, in erster Linie auf die Pflanzenwelt der nördlich-extratropischen Gebiete, deren Tertiärflora einigermaßen bekannt ist, und für welche die Phänomene der posttertiären Eiszeiten eine biologisch wichtige Abgrenzung der jüngsten Entwicklungsperiode bilden.

Die Cytologie leistet insbesondere der Systematik der einfacheren Pflanzengruppen große Dienste; dies ist leicht verständlich, da hier die vergleichende Morphologie des Gesamtorganismus im Stiche läßt; doch haben cytologische Entdeckungen, insbesondere solche, welche die Fortpflanzungszellen betrafen, auch schon viel zur Vertiefung der Systematik der höheren Pflanzengruppen beigetragen⁴²⁾. Seit dem Nachweise, daß der in der Entwicklung der Pflanzenwelt eine so große Rolle spielende Generationswechsel mit dem Phasenwechsel, d. h. mit dem Wechsel einer haploiden und einer diploiden Entwicklungsphase zusammenhängt, sind cytologische Untersuchungen von geradezu entscheidender Bedeutung. (Vgl. das nächste Kapitel.)

Die Chemie dürfte berufen sein, der Systematik der Zukunft noch zahlreiche wertvolle Aufschlüsse zu geben; schon heute kennt man eine ganze Reihe von entwicklungsgeschichtlich zusammenhängenden Pflanzengruppen, für welche das konstante Vorkommen gewisser chemischer Verbindungen charakteristisch ist; ich verweise hier nur beispielsweise auf das Vorkommen von Myrosin bei den meisten Familien der *Rhoeadales*⁴³⁾, von Inulin bei den *Synandreae*, auf die Rolle, welche die Chemie in der Systematik der Flechten spielt⁴⁴⁾, auf das Vorkommen von Chitin im Zusammenhange mit systematischer Stellung⁴⁵⁾ u. dgl. m. Viel wichtiger wird es noch sein, wenn es gelingt, verschiedene, bei morphologisch ähnlichen Pflanzen vorkommende Verbindungen auf gemeinsame Stammsubstanzen zurückzuführen⁴⁶⁾.

⁴²⁾ Vgl. Lotsy J. P., Über den Einfluß der Cytologie auf die Systematik. Result. scientif. d. Congr. int. d. Bot. Vienne, 1905.

⁴³⁾ Guignard L., Recherches sur l. local. d. princ. etc. Journ. de Bot., 1893. — Schweidler J. H., Die syst. Bedeutg. d. Eiweiß- od. Myrosinzellen d. Cruciferen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1905.

⁴⁴⁾ Vgl. z. B. Zopf W., Beiträge zu einer chem. Monogr. d. Cladoniaceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXVI, 1908.

⁴⁵⁾ Wettstein F., Das Vorkommen v. Chitin u. s. Verwertung als system.-phylog. Merkmal. Sitzgsber. Akad. Wien, 1921.

⁴⁶⁾ Vgl. Faltis F., Über die Gruppe der Opiumalkaloide usw., Pharm. Post, 1906. — Über die ganze Frage der Bedeutung der Chemie f. d. Systematik vgl. Molisch H., Mikrochemie der Pflanze, 2. Aufl., 1921, S. 7.

Eine prinzipiell überaus wichtige Methode der phylogenetischen Systematik hat in jüngster Zeit die physiologische Chemie⁴⁷⁾ geliefert durch den Nachweis spezifischer Reaktionen, welche aus Organismen stammende Eiweißstoffe im Tiereserum hervorrufen. Es hat sich gezeigt, daß das Bluteserum eines Tieres *a*, in dessen Blutbahn das Blut eines artfremden Tieres *b* gebracht wurde, nicht nur mit dem Blute des Tieres *b* charakteristische Niederschläge gibt, sondern auch mit dem Blute von Tieren, welche demselben systematisch nahe stehen. Analoges hat sich bei Versuchen ergeben, bei welchen an Stelle tierischen Blutes Pflanzen-Preßsäfte oder Filtrate verwendet wurden. Diese sero-diagnostische Methode, die schon zur Ausbildung einer Reihe von verschiedenen Anwendungen geführt hat, beruht auf der Überzeugung, daß die gegenseitige verwandtschaftliche Stellung, welche Organismen zueinander einnehmen, auch in der chemischen Verwandtschaft ihrer Eiweißsubstanzen zum Ausdrucke kommen muß. Die Methode hat schon überaus beachtenswerte Ergebnisse geliefert; wenn diese Ergebnisse sich noch nicht stets direkt systematisch verwerten lassen, so beruht dies zum Teil darauf, daß es sich nicht angeben läßt, ob die Substanzen, deren Gegenwart die Reaktionen anzeigen, gerade die charakteristischen und für die natürliche Verwandtschaft maßgebenden sind; auch bedarf die Methode noch in mehrfacher Hinsicht der Vertiefung.

Die Bedeutung des Generationswechsels für die phylogenetische Entwicklung des Pflanzenreiches. Seit der Entdeckung des Generationswechsels⁴⁸⁾ der Tiere durch Chamisso und der Erfassung der Bedeutung

⁴⁷⁾ Kowarski A., Über d. Nachw. v. pflanzl. Eiweiß. D. med. Wochenschr., XXVII., 1901. — Magnus W. und Friedenthal H., Ein experimenteller Nachweis natürl. Verw. bei Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXIV, 1906 und die dort zit. Lit.; Über die Spezifität der Verwandtschaftsreaktion der Pflanzen, a. a. O., Bd. XXV, 1907. — Janchen E., Die Methoden d. biolog. Eiweißdifferenzierung usw. Mitt. d. Naturw. Verein an d. Univ. Wien, 1913. — Mez C. u. Gohlke K., Physiol.-syst. Unters. über die Verwandtschaft d. Angiosp. Beitr. z. Biol. d. Pfl., XII. Bd., 1914; Mez C. u. Lange L., Sero-diagnost. Unters. d. *Ranales*, a. a. O.; Mez C. u. Preuß A., Sero-diagnost. Unters. d. *Parietales*, a. a. O.; Mez C. u. Kirstein K., Sero-diagnost. Unters. üb. Gymnosp., a. a. O., XIV. Bd., 1920. — Preuß A., Sero-diagnost. Unters. d. *Parietales*. A. o. O., Bd. XIII, 1917. — Koketsu R., Sero-diagn. Unters. an Gymnospermen. Tokyo Botan. Mag., XXXI, 1917.. — Arbeiten von Malligson F., Hoeffgen F. und Alexnat W. in Bot. Archiv, 1922.

⁴⁸⁾ Wichtigste Literatur: Hofmeister W., Vergl. Unters. über Keimung u. Fruchtbildung höherer Kryptog. usw., 1851. — Čelakovský L., Über d. verschied. Formen u. d. Bed. d. Gen.-W. Sitzb. böhm. Ges. d. Wiss., 1874. — Strasburger E., Über period. Redukt. d. Chromosomenzahl im Entw. d. Org. Biol. Centralbl., 1894. — Lotsy J. P., Die x-Generat. u. d. 2x-Generat. Biol. Centralbl., 1908. — Bower F. O., On antithet. as dist. from homol. altern. of gen. in plants. Ann. of Bot., IV, 1889/91. — Kylin H., Die Entwicklungsgesch. u. syst. Stellung v. *Bonnemaisonia*, Zeitschr. f. Bot., VIII., 1916. — Renner O., Zur Terminol. der pflanzl. Gen.-W. Biol. Centralbl., XXXVI., 1916. — Buder J., Zur Frage der Gen.-W. im Pflanzenreiche., Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIV., 1916. — Goeldi E. A. u. Fischer E., Gen.-Wechs. im Tier- u. Pflanzenr., 1916. — Tischler G., Neuere Arb. üb. d. Gen.-W. Zeitschr. f. Bot., IX., 1917. — Meyer F. I., Der Gen.-Wechs. als Wechs. versch. Morph. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIII., 1918. — Svedelius N., Ein. Bem. üb. Gen.-W. und Redukt.-Teilg. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIX., 1921.

desselben für die Pflanzenwelt durch Hofmeister fand das Generationswechsel-Phänomen lebhaftes Interesse. Schon in den früheren Auflagen dieses Handbuches wurde auf den Generationswechsel der Rhodophyten und der Euthallophyten hingewiesen und seine Bedeutung für die ganze Entwicklung der Cormophyten eingehend gewürdigt. Seit dem Erscheinen der zweiten Auflage haben sich die einschlägigen Kenntnisse so erweitert und vertieft, daß man heute geradezu sagen kann, daß die Klärung des Generationswechsel-Phänomens einen guten Teil der Klarstellung der Phylogenie des Pflanzenreiches einschließt. Darum sei hier eine kurze Besprechung des ganzen Phänomens eingeschaltet.

Unter Generationswechsel versteht man ganz im allgemeinen⁴⁹⁾ „jeden Wechsel zwischen einer geschlechtlichen Generation und einer oder mehreren ungeschlechtlichen Generationen, gleichgültig ob die ungeschlechtliche Vermehrung durch ungeschlechtliche Einzelzellen, unbefruchtete Eier oder vielzellige vegetative Fortpflanzungskörper erfolgt, gleichgültig auch, ob die sich verschieden vermehrenden Generationen morphologisch verschieden sind oder nicht“. „Generation“ nennen wir dabei einen Entwicklungsabschnitt, der mit einem bestimmten Keimzellentypus beginnt und mit der Erzeugung eines anderen bestimmten Keimzellentypus abschließt. Nicht die Keimzelle selbst repräsentiert die Generation, sondern es muß ein, wenn auch noch so unbedeutender vegetativer Entwicklungsabschnitt aus ihr hervorgehen, bevor es zur Bildung der neuen Keimzellen kommt.

Aus der Definition geht schon hervor, daß Generationswechsel nur bei Organismen mit sexueller Fortpflanzung vorkommen kann.

Jede sexuelle Fortpflanzung ist charakterisiert durch den Zusammentritt zweier Kerne, also durch die Vereinigung von Substanzen, die zum Wesen dieser Kerne gehören. Den sichtbaren Ausdruck findet dies in der Vereinigung jener Substanz, die wir Chromatin nennen. Da aller Erfahrung nach eine bestimmte Menge dieser Substanz für jeden Organismus charakteristisch ist („Zahlgengesetz der Chromosomen“), setzt jede sexuelle Fortpflanzung die Möglichkeit der Reduktion der Chromatinmenge auf die Hälfte in den zur Vereinigung kommenden Kernen vor dieser Vereinigung voraus. Diese Reduktion erfolgt, wie wir wissen, auf dem Wege der Reduktionsteilung. Diese kann unmittelbar vor der Vereinigung der beiden Sexualkerne stattfinden oder schon früher, im äußersten Falle schon unmittelbar nach der vorausgegangenen Vereinigung. Wir nennen nach Lotsy die Zelle, in welcher die Reduktionsteilung vor sich geht, Gonotokont.

Das Verhalten der Kerne bei einem Befruchtungsvorgange in dem denkbar einfachsten Falle wird durch das nachstehende Schema (Abb. 9)⁵⁰⁾ veranschaulicht.

Es spielt sich demnach das Leben eines solchen Organismus mit sexueller

⁴⁹⁾ Vgl. Hartmann M., Der Gen.-W. der Protisten u. sein Zusammenh. mit dem Reduktions- u. Befruchtungsproblem. Verh. d. deutsch. zool. Ges., 1914.

⁵⁰⁾ In dem Schema ist durch einen Punkt im Kerne die einfache, durch zwei Punkte die doppelte Chromatinmenge angedeutet.

Fortpflanzung in zwei Phasen ab; die eine ist charakterisiert durch Kerne mit der einfachen Chromatinmenge (bezw. Chromosomenzahl), es ist dies die Haplophase oder haploide Phase; die andere besitzt in den Kernen die doppelte Chromatinmenge, wir nennen sie die diploide Phase oder Diplophase. Bei jeder sexuellen Fortpflanzung muß ein Wechsel dieser Phasen, der Phasenwechsel, eintreten. Da die Fortpflanzung in der

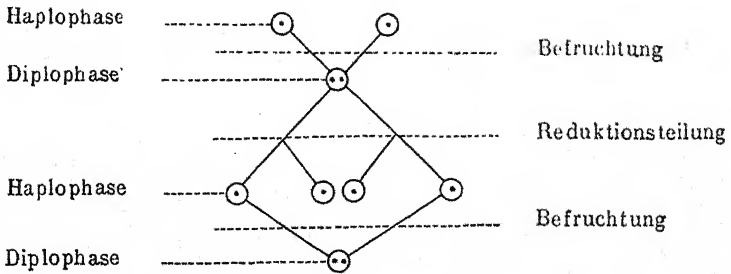


Abb. 9. Schematische Darstellung der Zellkerne eines einfachen Organismus mit Phasenwechsel.

Regel erst nach einem mehr oder minder langen vegetativen Leben eintritt, ist es ganz verständlich, daß zumeist diese Phasen nicht durch je eine Zelle oder Zellengeneration repräsentiert sind, sondern daß eine Vermehrung dieser Zellen eintritt, mögen sie einzeln lebend bleiben oder sich zu Geweben verbinden. Da ergeben sich nun zunächst zwei Möglichkeiten: Ent-

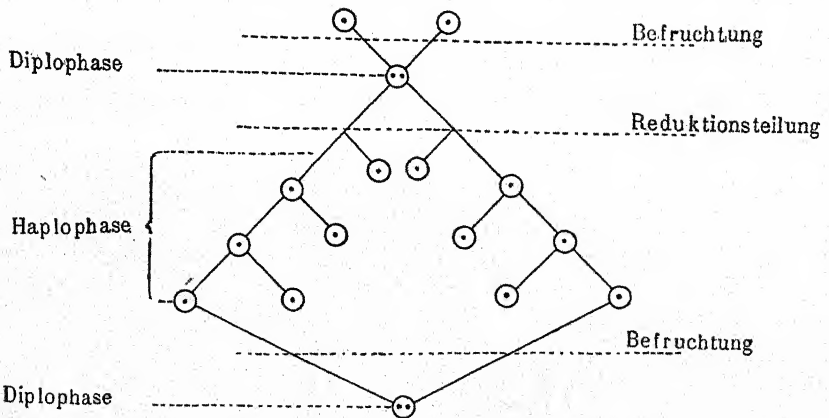


Abb. 10. Schematische Darstellung des Phasenwechsels bei einem Haplobionten.

weder gehören die vegetativen Zellen der haploiden Phase an, d. h. sie gehen aus der Teilung der haploiden Zellen hervor, dann entsteht ein Organismus, dessen vegetative Zellen haploid sind, ein Haplobiont. Abb. 10 illustriert diesen Fall.

Oder die vegetativen Zellen gehen aus den diploiden Zellen hervor, es entsteht ein Organismus, dessen vegetative Zellen diploid sind, ein Diplo-

biont. (Vgl. Abb. 11.) Beide Fälle sind unter den Organismen realisiert. Sie sind an einer Eigentümlichkeit kenntlich: bei den Haplobionten folgt die

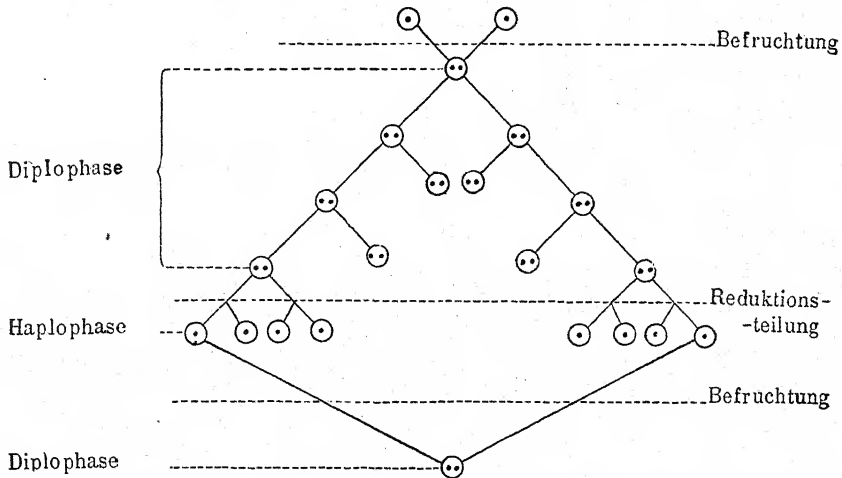


Abb. 11. Schematische Darstellung des Phasenwechsels bei einem Diplobionten.

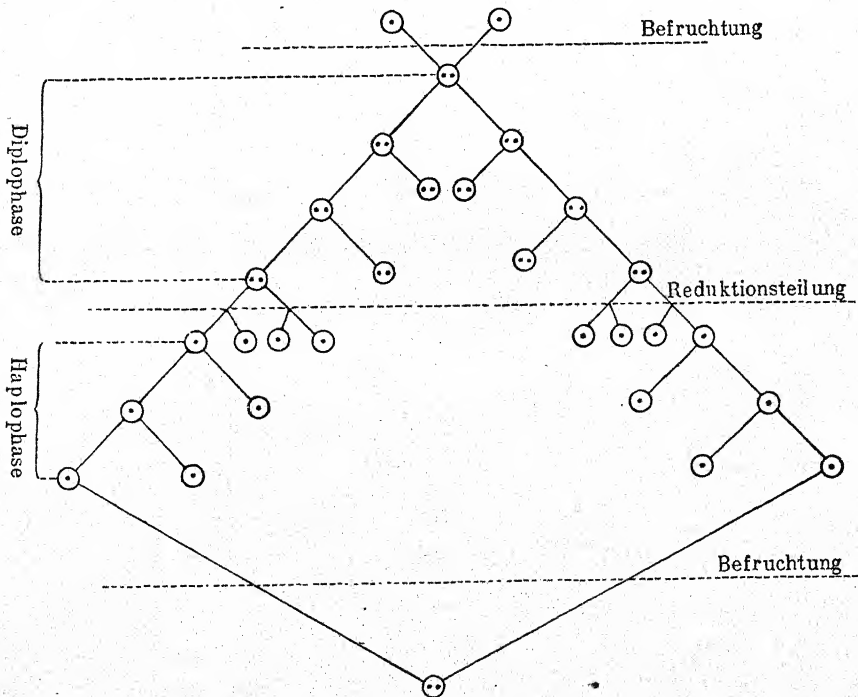


Abb. 12. Schematische Darstellung des Phasenwechsels bei einem Haplodiplobionten.

Reduktionsteilung unmittelbar auf die Kernverschmelzung (der Zygotenbildung), bei den Diplobionten geht sie dieser voraus.

Es existiert aber noch eine dritte Möglichkeit: es können nämlich vegetative Stadien sowohl durch Teilung der haploiden, wie durch Teilung der diploiden Zellen entstehen. Abb. 12 erläutert diesen Fall, den des Haplodiplobionten.

Ein Vergleich der Abb. 10, 11 und 12 zeigt, daß dieser Typus — theoretisch wenigstens — auf sehr verschiedene Weise entstanden sein kann, entweder durch Einschaltung des diploiden vegetativen Abschnittes in den Entwicklungsgang des Haplobionten, durch Einschaltung des haploiden Abschnittes in den Entwicklungsgang des Diplobionten oder durch gleichzeitige Weiterentwicklung beider Phasen. Es sei aber hier schon darauf aufmerksam gemacht, daß auch der umgekehrte Weg möglich ist, daß durch Reduktion, bzw. Ausfall des vegetativen haploiden Abschnittes aus einem Haplodiplobionten ein Diplobiont, durch Ausfall des vegetativen diploiden Abschnittes ein Haplobiont werden kann.

Der Typus der Haplodiplobionten ist für die Botanik von ganz besonderem Interesse durch seine Verbindung mit dem Generationswechsel-Phänomen.

An und für sich können verschiedene Generationen innerhalb derselben Phase auftreten; ein solcher Generationswechsel wird ein homologer Generationswechsel (Homogenese) genannt; so findet beispielsweise der Generationswechsel der Tiere in der Diplophase statt.

Wenn in der Botanik von Generationswechsel schlechtweg gesprochen wird, so meint man die Ausbildung beider Phasen des Haplodiplobionten zu eigenen Generationen. Will man diesen Generationswechsel im Gegensatz zum homologen präziser bezeichnen, so nennt man ihn den antithetischen Generationswechsel (Antigenese). Da mithin der antithetische Generationswechsel mit dem Phasenwechsel zusammenfällt, hat man mehrfach geglaubt, ihn mit diesem identifizieren zu können, was zu Irrtümern geführt hat, denn nicht jeder Phasenwechsel ist zugleich auch ein Generationswechsel (vgl. Abb. 9—11 mit Abb. 12). Das Zusammenfallen des antithetischen Generationswechsels mit dem Phasenwechsel hat die methodisch sehr erwünschte Konsequenz, daß die Generationen sich auch cytologisch charakterisieren lassen und daß die cytologische Untersuchung in allen Fällen eine scharfe Umgrenzung der Generationen zuläßt. Für die Bezeichnung der beiden Generationen des antithetischen Generationswechsels haben sich bestimmte Namen eingebürgert. Man nennt die Generation, welche mit der Erzeugung ungeschlechtlich gebildeter Fortpflanzungszellen abschließt, den Sporophyten oder — weil diese Generation nur diploide Zellen umfaßt — die $2x$ -Generation; man nennt die Generation, welche mit der Bildung der Sexualzellen abschließt, den Gametophyten oder die x -Generation^{50a)}.

In bezug auf den Phasenwechsel besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Pflanze und Tier. Alle Tiere sind, mit den einfachsten, sexuelle

^{50a)} Gravis A. schlägt (1922) hierfür die Bezeichnungen „Sporophor“ und „Gametophor“ vor.

Fortpflanzung aufweisenden Formen beginnend, Diplobionten. Die einfachsten Pflanzen sind durchwegs Haplobionten; in den meisten Pflanzenstämmen läßt sich aber die zunehmende Entwicklung der diploiden Phase verfolgen, bis schließlich die höchst entwickelten Pflanzen auch Diplobionten sind. Diese allmähliche Umprägung der Haplobionten zu Diplobionten vollzog sich aber auf dem Wege des Generationswechsels und darin ist die große Bedeutung der Klarstellung des Generationswechsels für die phylogenetische Systematik begründet.

Die Tatsache, daß im Tierreiche die Entwicklung sofort zur Förderung der Diplophase führte, daß im Pflanzenreiche in den meisten Stämmen die Entwicklung auch zur weiteren Ausbildung, schließlich zum Überwiegen der Diplophase führte, legt den Gedanken nahe, daß die Diplophase eine besondere Bedeutung für das Leben des Organismus besitzt. Ohne diese theoretische Frage hier weiter behandeln zu wollen, sei erwähnt, daß Svedelius in der Ausbildung der Diplophase die Möglichkeit der Vermehrung der Genenkombinationen als Ausgangspunkte für Neubildung von Biotypen sieht, daß ich, ohne die Bedeutung dieser Möglichkeit gering zu schätzen, in der Ausbildung der Diplophase auch die Erhöhung der Möglichkeit der Beeinflussung des Organismus durch Außeneinwirkungen sehe, die gleichfalls das Auftreten neuer Biotypen herbeiführt.

Diese letztere Auffassung steht im Einklange damit, daß — wie im speziellen Teile noch ausgeführt werden soll — der Generationswechsel der Pflanzen mehrfach zu Anpassungen an neue Medien dadurch geführt hat, daß die beiden Generationen sich zunächst verschiedenen Medien anpassen und daß durch Verschiebung des Anteiles der beiden Generationen an der Gesamtentwicklung des Organismus der allmähliche Übergang von einer Lebensweise zu einer anderen mit all den morphologischen Konsequenzen eines solchen Überganges ermöglicht wurde.

Die Entstehung neuer Formen im Pflanzenreiche als Voraussetzung der phylogenetischen Entwicklung⁵¹⁾. Schon früher wurde auf die große Änderung hingewiesen, welche die naturwissenschaftlichen Anschauungen

⁵¹⁾ Wichtigste Literatur mit Hinweglassung der an andren eStellen dieses Abschnittes zitierten: E. Geoffroy Saint-Hilaire, Philosophie zoologique, 1830. — Spencer H., Principles of Biology, 1863. — Haeckel E., Generelle Morphologie, 1866; Nat. Schöpfungsgeschichte, 2. Aufl., 1872. — Kölliker A., Anatom.-system. Beschreibung der Alcyonarien, 1872. — Roux W., Der Kampf der Teile im Organismus, 1881. — Romanes P. S., Physiologische Selektion, 1887; Darwin and after Darwin, deutsch von B. Vetter u. B. Nöldecke, 1892—97. — Eimer Th., Die Entstehung der Arten, 1888. — Wallace A. R., Darwinisme, 1889. — Wagner M., Die Entstehung von Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze, 1889. — Haacke W., Gestaltung und Vererbung, 1893. — Kassowitz M., Allgemeine Biologie, 1899. — Weismann A., Vorlesungen über Deszendenztheorie. 3. Aufl., 1913. — Plate L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., 1913. — Lotsy J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit bes. Berücks. d. bot. Seite, 2 Bde., 1906 u. 1908; Evolution by means of hybridisation, 1916. — Lehmann E., Lotsys Anschauungen üb. d. Entw. d. Deszendenzged. Zeitschr. f. indust. Abst.-Lehre, XI., 1913. — Hertwig O., Das Werden der Organismen. 2. Aufl., 1918.

im Laufe des 19. Jahrhunderts erfahren haben und welche insbesondere auf das Auftreten und Durchdringen deszendenztheoretischer Ideen zurückzuführen ist. Anfänge deszendenztheoretischer Anschauungsweise lassen sich ja schon viel früher nachweisen; es bedurfte aber doch des zielbewußten und konsequenten Auftretens einiger Forscher, unter denen in erster Linie Jean Bapt. de Lamarck (1744—1829) und Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772—1844) zu nennen sind, um derselben allgemeinere Geltung zu verschaffen. Die Überzeugung von der Richtigkeit der deszendenztheoretischen Auffassung mußte zu dem Versuche führen, die Möglichkeit der Neubildung von Formen, speziell die Neubildung von Arten zu erklären. Auf der anderen Seite mußte die Möglichkeit einer solchen Erklärung eine starke Stütze für die Abstammungslehre selbst bieten. Der Sieg der deszendenztheoretischen Ideen war daher ein vollständiger, als um die Mitte des 19. Jahrhunderts Charles Darwin⁵²⁾ mit einer Theorie hervortrat, welche in überaus einfacher und klarer Weise das Phänomen der Entstehung neuer Arten zu erklären schien. In dem seither verflossenen Zeitraume hat diese Theorie, der Darwinismus, sich nicht als ausreichend erwiesen, und es ist vielfach das Bestreben hervorgetreten, denselben durch andere Theorien zu ersetzen oder wenigstens zu ergänzen; das Schicksal des Darwinismus hat aber auf das Geschick der Deszendenztheorie keinen Einfluß; diese beherrscht mit Recht die gesamte Biologie. Charles Darwin gebührt auf alle Fälle das Verdienst, ganz wesentlich zu den Erfolgen der Deszendenzlehre beigetragen zu haben.

Da jede phylogenetische Auffassung des Pflanzensystemes die Möglichkeit der Neubildung von Arten in der Vergangenheit und Gegenwart voraussetzt, mag hier in Kürze der Versuch gemacht werden, die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand unserer einschlägigen Kenntnisse darzulegen⁵³⁾.

Einleitend sei hier bemerkt, daß, wenn im folgenden von „neuen Formen“ gesprochen wird, damit nicht Typen von bestimmter systematischer Wertigkeit gemeint sind, sondern ganz im allgemeinen Organismen mit neuen, bei den Vorfahren noch nicht dagewesenen, morphologischen oder physiologischen Organisationseigentümlichkeiten. Den gebräuchlichen Ausdruck „Entstehung neuer Arten“ will ich, weil leicht irreführend, vermeiden.

Die Zahl der Theorien, welche den Versuch machen, die Entstehung neuer Formen zu erklären, ist nicht klein; es können hier nur die wichtigsten in Betracht gezogen werden. Wir können diese Lehren im allgemeinen in zwei Gruppen teilen, in solche, welche dem pflanzlichen Organismus selbst die Fähigkeit zuschreiben, in dem Sinne auf die Einflüsse um-

⁵²⁾ On the origin of species by means of natural selection. 1859. — Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl; deutsch von Bronn und Carus. — Vgl. auch Darwin Ch., Die Fundamente zur Entstehung der Arten, 1842 u. 1844, herausg. v. F. Darwin, deutsch von M. Semon, 1911.

⁵³⁾ Vgl. auch Wettstein R. v., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1900; Der Neo-Lamarckismus u. seine Beziehungen zum Darwinismus, Jena 1903; Charles Darwin, Festrede, Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1909.

gebender Faktoren zu reagieren, daß er Änderungen seiner Organisation erfährt, und in solche, welche die Selektion als dasjenige betrachten, was aus zufälligen Änderungen das Zweckentsprechendste zur Erhaltung bringt. Unter Selektion oder Zuchtwahl versteht man dabei die Auslese der am passendsten organisierten Individuen entweder durch den Züchter (künstliche Zuchtwahl) oder durch den Kampf ums Dasein in der Natur, welcher den Untergang oder wenigstens eine Hemmung der unpassend organisierten und eine Förderung des Passenden bewirkt (natürliche Zuchtwahl).

Lehren der ersteren Art gehen auf J. Lamarck zurück, der in seiner 1809 erschienenen „Philosophie zoologique“ den Gedanken aussprach, daß die funktionsgemäße⁵⁴⁾ Ausbildung der Organe auf Gebrauch und Nichtgebrauch derselben und auf erbliche Festhaltung der so erworbenen Eigenschaften zurückzuführen ist. Wir bezeichnen infolgedessen alle Ideen betreffend die Formenneubildung, welche dem Organismus selbst die Fähigkeit zuschreiben, mit Organisationsänderungen auf Außeneinwirkungen zu reagieren, als „lamarckistische“ und die Lehre selbst als Lamarckismus. Unter den Botanikern hat insbesondere C. v. Naegeli⁵⁵⁾ lamarckistische Ideen zuerst mit besonderem Nachdrucke vertreten, indem er für einen Teil der morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten der Organismen, für die sogenannten Anpassungsmerkmale, seine „Theorie der direkten Bewirkung“ aufstellte, nach der die Einflüsse der Umgebung analog wie Reize wirken, welche die Veränderung hervorrufen. Der heutige „Lamarckismus“ wird, da er von den Anschauungen seines Begründers doch in wesentlichen Momenten abweicht, häufig als „Neo-Lamarckismus“ bezeichnet. Unter den Neo-Lamarckisten der Gegenwart können wir wieder zwei Gruppen unterscheiden, die eine versucht die Erscheinung der Organisationsänderung physiologisch zu erklären, die andere erkennt in ihr die Äußerung psychischer Kräfte⁵⁶⁾ (Psycholamarckismus).

Lehren, welche anknüpfend an die Anschauungen Darwins in der Selektion, der Zuchtwahl, insoferne einen wesentlichen Faktor bei der Formenneubildung erblicken, als sie von zufällig auftretenden Abänderungen die funktionsgemäßen fördert, werden als „darwinistische“ bezeichnet. Darwinistische Lehren gibt es in größerer Zahl als lamarckistische; sie unterscheiden sich insbesondere in der Beurteilung des Wesens und der Größe der Variationen, welche der Selektion das Eingreifen ermöglichen. Darwin selbst nahm vorwiegend⁵⁷⁾ kleine, auf verschiedene Ursachen zurückzu-

⁵⁴⁾ Ich gebrauche den Ausdruck „funktionsgemäß“ an Stelle des üblichen, aber irrtümliche Auffassungen zulassenden Ausdruckes „zweckmäßig“.

⁵⁵⁾ Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884. — Vgl. auch Semon R., Die Mneme, 2. Aufl., 1908.

⁵⁶⁾ Pauly A., Darwinismus und Lamarckismus, 1905. — Francé R., Das Leben der Pflanze. I. u. II., 1906 u. 1907. — Schneider K. C., Vers. einer Begründung der Deszendenztheorie, 1908. — Wagner A., Geschichte des Lamarckismus, 1909.

⁵⁷⁾ Jedoch sei hier ausdrücklich betont, daß Darwin nicht ausschließlich auf diese fluktuierende Variation sich stützte, sondern daneben auch der direkten Bewirkung, der Mutation und der Kreuzung einen, wenn auch geringeren, Spielraum einräumte.

führende individuelle Variationen als Ausgangspunkt der Neubildung an; günstige derartige Variationen fördern die betreffenden Individuen im Kampfe ums Dasein; dieselben vererben diese Eigenschaften auf ihre Nachkommen, und so führt die Summierung günstiger kleiner Abweichungen bei andauernder Selektion zur Erwerbung eines wesentlich neuen und dabei zweckmäßigen Merkmales (Selektionstheorie).

A. Kerner⁵⁸⁾ und zum Teil auch A. Weismann⁵⁹⁾, insbesondere aber in neuerer Zeit Lotsy⁶⁰⁾ sahen nicht in zufälligen, auf verschiedene Ursachen zurückführbaren Variationen den Ausgangspunkt für die Neubildung von Arten, sondern sie erblickten in dem Auftreten dieser Variationen die Wirkung eines ganz bestimmten, bei den meisten Organismen gesetzmäßig sich abspielenden Vorganges, nämlich der Kreuzung infolge der geschlechtlichen Fortpflanzung. Die Kreuzung bewirkt durch Mischung von verschiedenen Anlagen die Mischung der Eigentümlichkeiten verschiedener Individuen und hat die bekannte Erscheinung, daß Nachkommen keinem der elterlichen Individuen ganz gleichen, zur Folge. Diese kleinen Abweichungen können zur Neubildung von Formen führen (Vermischungstheorie).

Eine wesentlich andere Lehre wurde durch A. Kölliker begründet und auf botanischem Gebiete insbesondere durch S. Korschinsky⁶¹⁾ und H. de Vries⁶²⁾ vertreten. Hiernach sind die individuellen Variationen verschiedener Art: fluktuierende Abänderungen („fluktuierende oder kontinuierliche Variationen“), die nicht vererbbar sind, ferner plötzlich, sprungweise auftretende Abänderungen, welche in hohem Maße erblich festgehalten werden („spontane, diskontinuierliche Variationen, singles variations, Mutationen“) und nicht erst im Laufe der Generationen durch allmähliche Verstärkung der Abweichung zu einer neuen Form führen, sondern sofort eine solche liefern (Artbildung durch Heterogenese, Mutationstheorie). Insoferne die beiden eben erwähnten Theorien der Selektion eine geringere, nicht bewirkende, sondern nur regulierende Rolle zuschreiben, bedeuten sie eine wesentliche Modifikation des Darwinismus.

Die Mutationstheorie stützt sich auf zahlreiche Beobachtungen und insbesondere auf umfassende Versuche, welche H. de Vries mit *Oenothera Lamarckiana* ausführte (vgl. Abb. 13 u. 14). Ihr Verdienst ist das scharfe Unterscheiden zwischen den fluktuierenden Variationen und den Mutationen. Beide Tatsachen machen den Erfolg dieser Lehre verständlich.

⁵⁸⁾ Können aus Bastarden Arten werden? Österr. bot. Zeitschr., 1871. — Pflanzenleben, II. Bd., 1891.

⁵⁹⁾ Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie, 1886. — Amphimixis, 1891.

⁶⁰⁾ Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin usw. Progr. rei. bot., IV. Bd., 1913; La théorie du croisement. Arch. Neerl. d. sc. exacts., III. B. Tom. II., 1914; Evolution by means of hybrid., 1916.

⁶¹⁾ Heterogenese und Evolution. Naturw. Wochenschr., 1899; Flora, 1901, Erg.-Bd.

⁶²⁾ Die Mutationstheorie, 1901–1903; Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation; deutsch von Klebahn, 1906; Die Mutationen in d. Erbliehkeitslehre, 1912; Gruppenweise Artbildung, 1913.

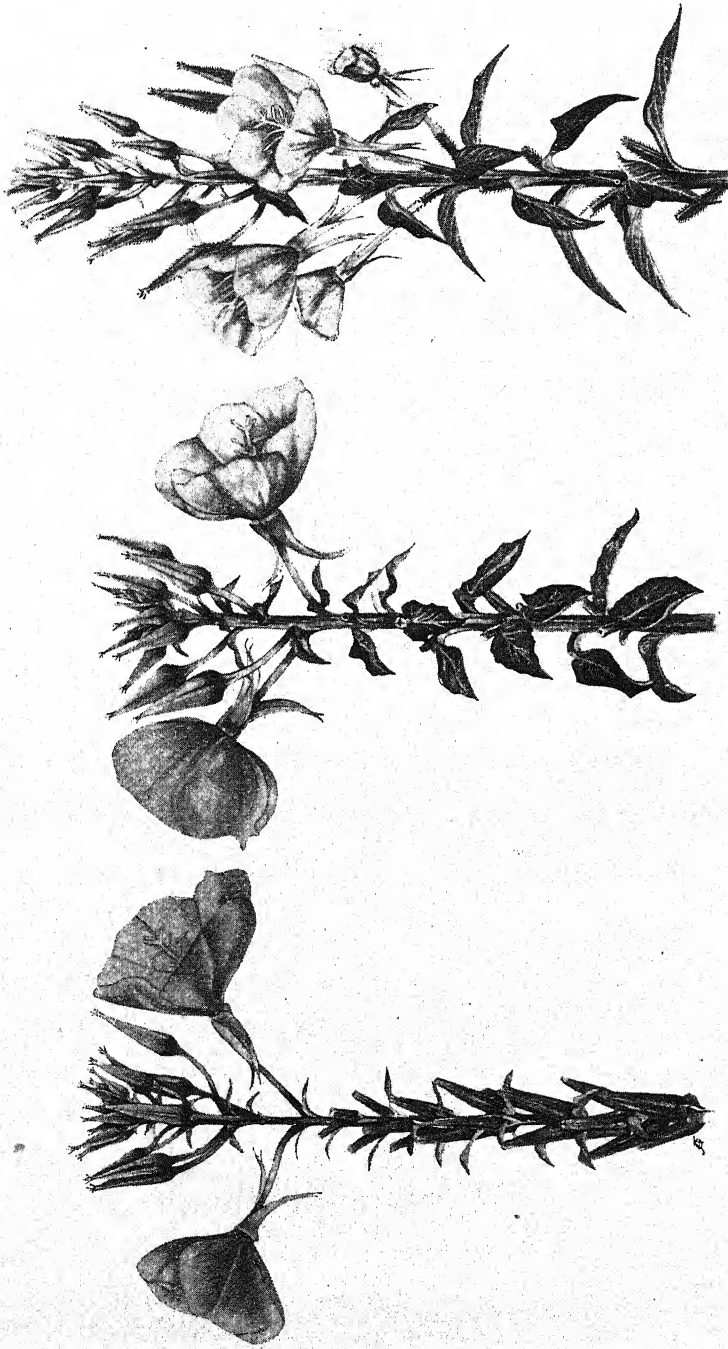


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Abb. 13. *Oenothera Lamarckiana* (Fig. 1) und zwei in den Kulturen von H. de Vries aufgetretene „Mutationen“ derselben: *Oenothera gigas* (Fig. 2) und *Oenothera albida* (Fig. 3). — Verkl. — Nach H. de Vries.

Es fragt sich nun, welche dieser Theorien als die zutreffendste zu bezeichnen ist, und da ist sofort darauf hinzuweisen, daß immer mehr die Überzeugung sich Bahn bricht, daß Neubildung auf recht verschiedenem Wege zustande kommen kann.

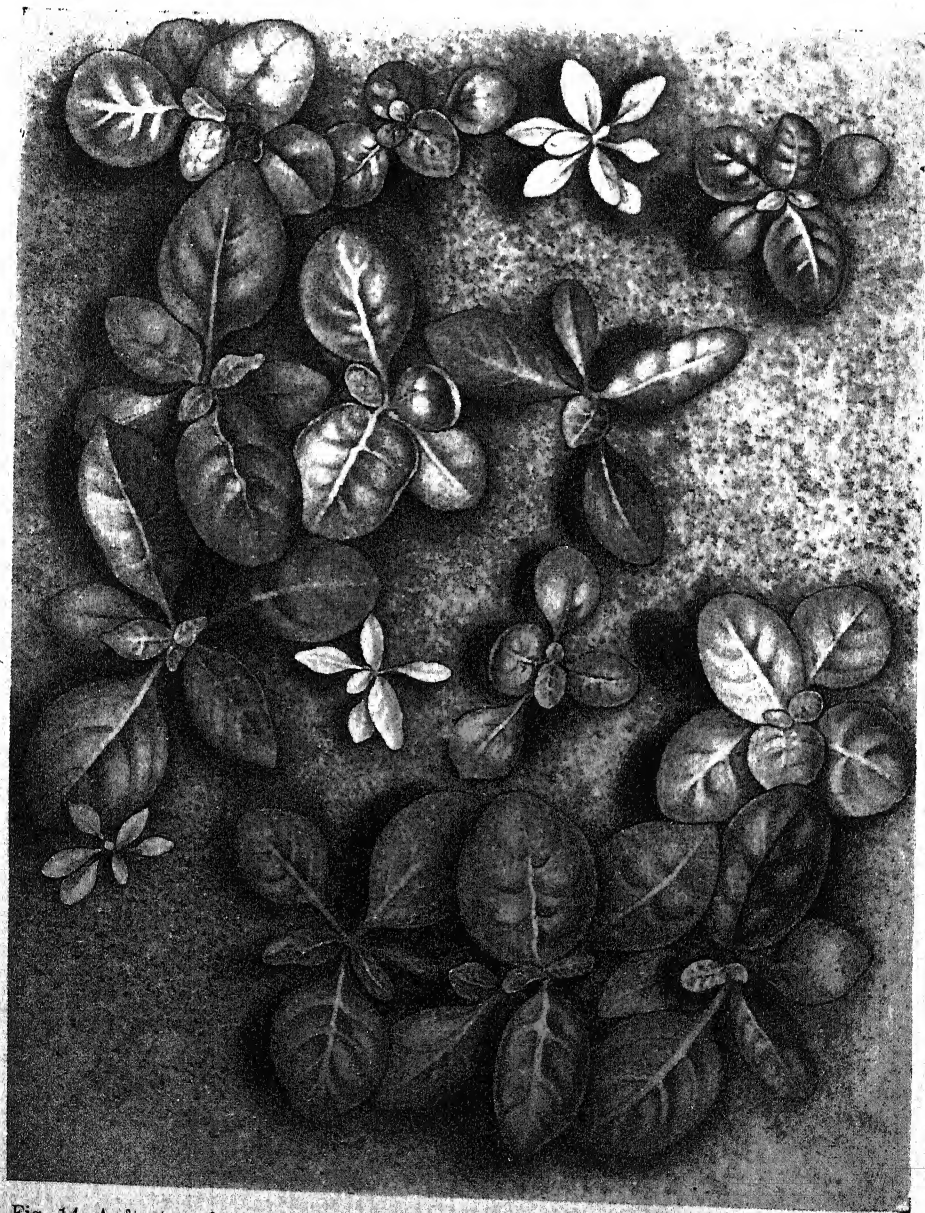


Fig. 14. Auftreten einer „Mutation“ (*Oenothera albida*) in einem Saatbeete von *Oenothera Lamarckiana*. Die drei durch die leichte Färbung auffallenden Pflanzen gehören der *Oe. albida* an. — Verkl. — Nach H. de Vries.

Inwieferne die einzelnen Theorien als zutreffend bezeichnet werden können, mag die folgende Darlegung ergeben.

Vor allem muß festgestellt werden, worin das zu klärende Problem besteht. All das, was wir an einem Organismus an „Merkmalen“, „Eigenschaften“ usw. beobachten können, beruht auf seinem Anlagenkomplex, dem Genotypus (vgl. S. 16), dessen Einheiten wir als Gene bezeichnen, ohne damit etwas über ihre Natur in chemischer und physikalischer Hinsicht aussagen zu können. Jede Entstehung einer neuen Organismenform, eines neuen Biotypus, setzt daher eine Änderung der genotypischen Konstitution voraus. Wie können wir uns eine solche Änderung auf Grund der Beobachtungstatsachen vorstellen?

Um der Beantwortung dieser Frage näher treten zu können, ist es zweckmäßig, zu beachten, daß die den Organismen zukommenden — Äußerungen ihrer genotypischen Konstitution darstellenden — Eigenschaften von zweierlei Art sind. Es finden sich Eigentümlichkeiten, welche mit den Lebensbedingungen, unter denen der Organismus lebt, in keine direkte Beziehung zu bringen sind, uns nicht als Ausdruck einer sog. Anpassung erscheinen, aber von großer erblicher Konstanz sind, wir nennen sie Organisationsmerkmale. Daneben gibt es Merkmale, deren Zusammenhang mit dem Angepaßtsein an bestimmte Faktoren auffällt und die wir Anpassungsmerkmale nennen. Wenn wir eine Pflanze in eine Familie oder Gattung einreihen, so sagen wir damit, daß ihre Organisation ein Anzahl bestimmter Merkmale aufweist, deren Zusammenhang mit irgend einer Anpassung sich durchaus nicht beweisen läßt; wenn wir dagegen die Arten einer Gattung miteinander vergleichen, so treten uns sehr häufig Merkmale entgegen, die deutlich in einem Zusammenhange mit den Außenbedingungen, unter denen die Art lebt, stehen: die eine Art ist eine Schattenpflanze, die zweite bewohnt offene Standorte, eine dritte findet sich auf einer alpinen Matte usw. Im allgemeinen gewinnen wir den Eindruck, daß Organisationsmerkmale ältere, Anpassungsmerkmale jüngere Erwerbungen sind, ohne damit die Möglichkeit ausschließen zu wollen, daß erstere neu erworben werden oder daß letztere der ganzen Organisation ihr Gepräge verleihen.

Ein einfaches Beispiel dürfte die beiden Kategorien erläutern. Betrachten wir die Pflanzen einer hochalpinen Wiese, also eines Standortes mit ganz bestimmten ökologischen Faktoren, so finden wir unter den Angiospermen solche mit zwei-, drei- und fünfzähligen Blüten, mit opponierten und alternierenden Laubblättern, mit vierkantigen und stielrunden Stengeln, mit kollateralen und bikollateralen Gefäßbündeln in denselben usw. Alle die genannten Merkmale haben offenbar mit Anpassungen an die Lebensweise unter den auf einer hochalpinen Wiese gegebenen Verhältnissen nichts zu tun; sie sind dabei von großer Konstanz, sie bestimmen uns dazu, die betreffenden Pflanzen beispielsweise in die Familien der Rosaceen, Labiaten, Liliaceen usw. einzureihen: es sind Organisationsmerkmale.

Daneben finden wir an dem erwähnten Standorte bei Pflanzen der verschiedensten systematischen Stellung gewisse Merkmale, z. B. mächtige

Ausbildung der unterirdischen, Reduktion der oberirdischen Stammbildungen, große, auffallend gefärbte und stark duftende Blüten, Entfaltung der Blüten kurze Zeit nach Beginn der Vegetationsperiode usw., zweifellos Merkmale, die man mit Anpassungen an die lokalen Verhältnisse unschwer in einen Zusammenhang bringen kann: alle diese sind Anpassungsmerkmale.

Bei Betrachtung der heutigen Vertreter der Pflanzenwelt kann man stets diese beiden Kategorien von Merkmalen unterscheiden, allerdings nicht immer leicht, denn es erfordert eine genaue Kenntnis der Pflanze, ihrer Verwandtschaft mit anderen, der Verhältnisse ihres Vorkommens, um diesbezüglich ein Urteil abgeben zu können. Überdies ist die Anteilnahme der beiden Kategorien von Eigentümlichkeiten an der Beschaffenheit einer Pflanze eine in verschiedenen Fällen sehr verschiedene. Es gibt Pflanzen mit verhältnismäßig sehr wenigen, oder wenig auffallenden Anpassungsmerkmalen, welche infolgedessen überall denselben Eindruck hervorrufen; insbesondere Pflanzen mit geringen Ansprüchen an die Umgebung gehören hierher. Andererseits gibt es Pflanzen, welche auf jede Veränderung der Lebensbedingungen durch Erlangung von neuen Anpassungsmerkmalen reagieren, die infolgedessen den Eindruck großer Formunbeständigkeit machen und der systematischen Klarstellung bedeutende Schwierigkeiten bereiten. Es gibt endlich Pflanzen, bei welchen die Gesamtorganisation durch Anpassungsmerkmale beeinflusst ist, welche aber bereits einen hohen Grad von Konstanz angenommen haben; es sind das insbesondere Pflanzen, welche sich an ganz extreme Lebensbedingungen angepaßt haben.

Wenn nun die Frage beantwortet werden soll, wodurch eine Änderung von Merkmalen herbeigeführt werden kann, so liegt es auf der Hand, daß die beiden oben charakterisierten Kategorien von Merkmalen zunächst auseinander gehalten werden müssen. Es ist verständlich, daß ein Organisationsmerkmal, welches mit den momentanen Verhältnissen, unter denen die Pflanze lebt, nichts direkt zu tun hat, dabei aber mit großer Zähigkeit erblich festgehalten wird, durch ganz andere Faktoren verändert werden kann, als ein Anpassungsmerkmal, das, den Änderungen der Lebensbedingungen folgend, eine Änderung erfahren muß, wenn die betreffende Pflanze existenzfähig bleiben soll.

Betrachten wir daher zunächst die Möglichkeit der Änderung von Organisationsmerkmalen. Von Vorgängen, welche eine solche Änderung hervorrufen können, ist zunächst die Kreuzung⁶³⁾ zu erwähnen. Zweifellos

⁶³⁾ Vgl. z. B. Wittrock V. B., *Viola*-Studien I. u. II., 1895 u. 1897. — Solms-Laubach H. Graf zu, Weizen und Tulpe, 1899. — Tschermak E., Die Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Result. scient. d. Congr. bot. Vienne 1905. — Hedlund, Artbild. ur bastarder. Bot. Notiser, 1907. — Lotsy J. P., *Antirrhinum rhinanthoides*, une nouv. esp. Arch. Néerl. Scienc. exact., III., 1916; Versuche üb. Artbastarde etc. Zeitschr. f. ind. Abst.-Lehre, IX., 1912. — Rosen F., Die Entstehung d. elem. Arten v. *Erophila*. Beitr. z. Biol. d. Pfl., 10. Bd., 1911; Die Entst. elem., Arten. Beitr. z. Pflanzenzüchtg., 1913. — Heribert-Nilsson N., Experim. Stud. über Var., Spalt. usw. in der Gattung *Salix*. Lund. Univ. Årsskr., Bd. 14, 1918. — Pascher A., Üb. d. Kreuzung einzelliger haploid. Org. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1916.

bezug auf die charakteristischen Merkmale konstant ist und nannte sie *A. rhinanthoides*.

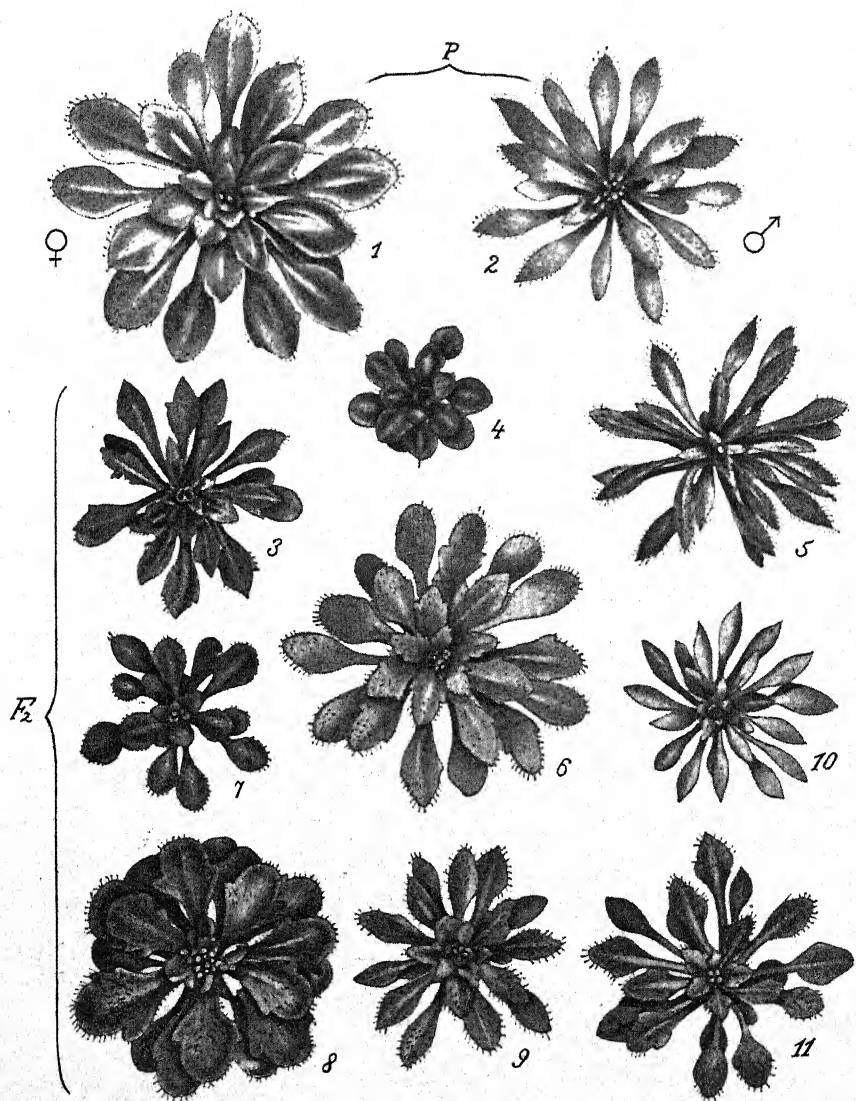


Abb. 16. Entstehung neuer Formen durch Kreuzung. — Blattrosetten von *Erophila cochleata* (Fig. 1) und *E. radians* (Fig. 2), sowie (Fig. 3—11) von Exemplaren der F_2 -Generation des Bastardes. — Vergr. — Nach Rosen.

Ganz analoge Ergebnisse konnte Rosen bei der Cruciferen-Gattung *Erophila* erreichen. Abb. 16 zeigt eine Anzahl von Blattrosetten, welche in der F_2 -Generation einer Kreuzung zwischen *E. cochleata* und *E. radians* (vgl.

Abb. 16, Fig. 1 und 2) auftraten. Einige dieser von den Parentalformen stark abweichenden Typen erwiesen sich erblich konstant.

Es ist kaum zweifelhaft, daß viele unserer Kulturpflanzen auf Kreuzungen zurückzuführen sind. So zeigt Abb. 18 eine Anzahl von Gartenformen des Stiefmütterchens, der *Viola hortensis*, welche nach den Untersuchungen von Wittrock wohl sicher aus Kreuzungen zwischen *Viola lutea*, *tricolor* und



Abb. 17. *Erophila cochleata* (rechts) und *E. radians* \times *cochleata*. — Nat. Gr. — Nach Rosen.

altaica hervorgegangen sind. Ähnliches gilt von vielen Gartenprimeln (z. B. der Gartenaurikel, *Pr. hortensis*, deren Rassen auf den Bastard von *P. Auricula* mit *P. hirsuta* zurückzuführen sind), Tulpen, Fuchsien, Begonien, von Getreide-, Rüben- und Obstsorten usw.

Besonders begünstigt wird die Erhaltung einer Bastardform, u. zw. schon der F_1 -Generation, so daß schon diese der Ausgangspunkt einer neuen Form werden kann, wenn die Pflanzen sich stark vegetativ vermehren

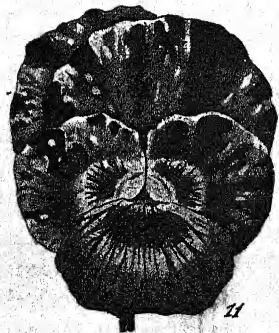
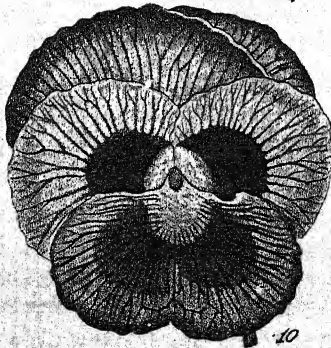
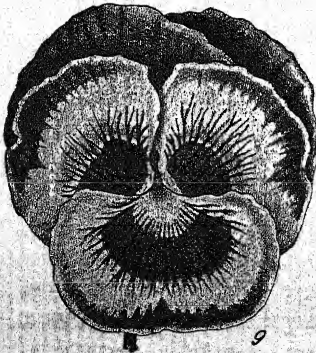
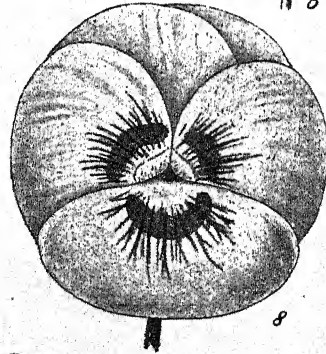
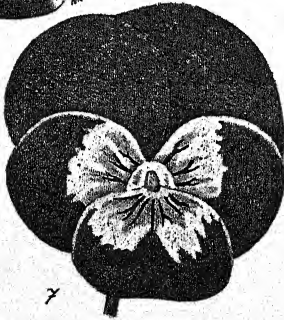
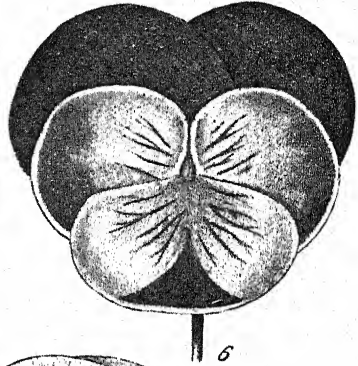
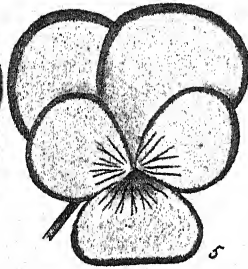
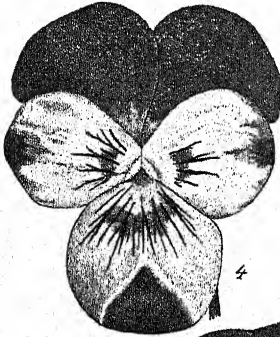
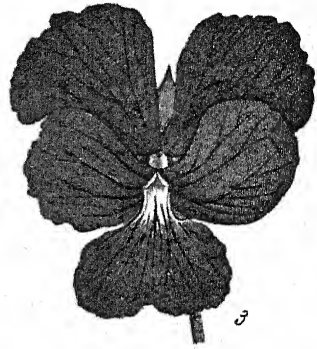
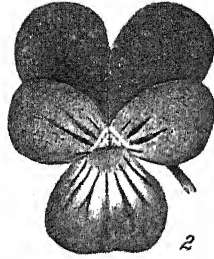
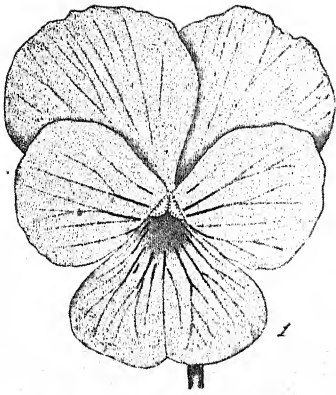


Abb. 18. Rassenbildung durch Kreuzung und Selektion. Fig. 1–3. Stammarten, und zwar: Fig. 1 *Viola lutea*, Fig. 2 *Viola tricolor*, Fig. 3 *Viola altaica*. — Fig. 4–11. Kultur-
rassen, welche durch Kreuzungen der drei genannten Stammarten gewonnen wurden:
Fig. 4. „Lady Bath“. — Fig. 5. „Iver Beauty“. — Fig. 6. Gezüchtet von Barratt 1836. —
Fig. 7. „Beauty of Anlaby“. — Fig. 8. „Lord Durham“. — Fig. 9. „Napoleon III“. —
Fig. 10. „Madame Campan“. — Fig. 11. „Geflammte englische Pensées“. — Nach Wittrock.

(z. B. *Sempervivum*⁶⁶); viele Kulturpflanzen werden vegetativ vermehrt)
oder sich apogam fortpflanzen können (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Alchemilla*
u. a.). Der große Polymorphismus, den solche Gattungen aufweisen, hängt
zum Teil damit zusammen.



Abb. 19. Beispiele von in Gärten kultivierten Pflanzen, welche höchstwahrscheinlich durch
Mutationen entstanden sind. — Fig. 1. Blütenkorb des „gefüllten“ Gänsblümchens, *Bellis*
perennis; sämtliche Blüten sind Zungenblüten; nat. Gr. — Fig. 2. Normale Frucht von
Solanum Lycopersicum. — Fig. 3. Frucht der in den Gärten am häufigsten kultivierten
Form (Vermehrung der Karpiden) desselben; verkl. — Fig. 4. Infloreszenz von *Celosia*
cristata (Fasziation); verkl. — Fig. 5. „Gefüllte“ Blüte von *Narcissus tazetta*; nat. Gr. —
Fig. 6. Blätter von *Syringa persica* f. *pinnata*; verkl. — Fig. 7. *Fraxinus excelsior*, typische
Blattform; verkl. — Fig. 8. *F. exc.* f. *monophylla*; verkl. — Original.

⁶⁶) In vielen Gärten überwiegen die sich stark vegetativ vermehrenden Bastarde
den Stammarten gegenüber.

So sicher es auf der einen Seite ist, daß durch Kreuzung neue Formen entstehen, so darf doch auf der anderen Seite die Tragweite des Vorganges nicht so überschätzt werden, wie es in neuester Zeit vielfach geschieht. Wir müssen bedenken, daß — soweit unsere Kenntnisse reichen — durch Bastardierung keine neuen Gene entstehen, sondern nur schon vorhandene Gene neu kombiniert werden. Vor der Überschätzung der Bedeutung der Kreuzung werden wir bewahrt, wenn wir beachten, daß es Organismengruppen mit reicher Artbildung ohne sexuelle Fortpflanzung, also ohne Kreuzungsmöglichkeit gibt (*Schizomyceetes*, *Schizophyceae*, große Flagellatengruppen) und wenn wir verfolgen, zu welchen geradezu paradoxen Schlußfolgerungen die Anerkennung der Kreuzung als einzigen artbildenden Faktors führen kann und führen muß. So hat diese Anerkennung in jüngster Zeit die Rückkehr zur Annahme von der Konstanz der Arten nach sich gezogen, zur Annahme, daß alle bei den höheren Organismen vorhandenen Anlagen sich bereits in der Gesamtheit der Uroorganismen befanden. Mit Recht wurde darauf hingewiesen, daß solche Annahmen schließlich zum Aufgeben der Evolutionstheorie führen.

Zweifellos kann daher Kreuzung zur Neukombination von Genen führen und damit zur Erhöhung der Mannigfaltigkeit der Organismenwelt beitragen; der einzige, die Neubildung von Formen bedingende Faktor kann sie nicht sein.

Ein zweiter in Betracht kommender Faktor ist, wie schon erwähnt, die Mutation (Heterogenesis). Wir verstehen darunter ganz unvermittelt auftretende Organisationsänderungen, welche nicht erst im Laufe der Ontogenese sich einstellen, sondern ein Individuum genotypisch von seinen Vorfahren unterscheiden und weiterhin vererbt werden. Die schon auf S. 42 erwähnten großangelegten Versuche von H. de Vries mit *Oenothera Lamarckiana* haben die Aufmerksamkeit der Biologen auf diese Mutationen gelenkt und der Mutationstheorie viele Anhänger zugeführt. Wenn auch in neuerer Zeit die Beweiskraft des de Vriesschen Experimentes mit Recht bestritten wurde⁶⁷⁾, so kann doch an der Existenz von Mutationen nicht gezweifelt werden. Bei zahlreichen exakten Vererbungsversuchen konnte das Auftreten von Mutationen festgestellt werden. Es ist höchst wahrscheinlich, daß zahlreiche Kulturpflanzen auf solche gelegentlich auftretende Mutationen zurückzuführen sind. Abb. 19 zeigt einige solche Fälle. Auch im Naturzustande sind Mutationen keine Seltenheit. Dies beweist schon die direkte Beobachtung; dafür spricht ferner auch der Umstand, daß nicht selten Gattungen und Arten von anderen durch Merkmale verschieden sind, die bei letzteren gelegentlich als Mutationen vorkommen (Abb. 20 und 21). Die bei *Oenothera Lamarckiana* gemachten Erfahrungen legen allerdings bei jeder sich der Beobachtung

⁶⁷⁾ Durch die Untersuchungen von Gates, Davis, Heribert-Nilsson, Renner, E. Lehmann u. A. wurde es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Mutationen von *O. L.* vielfach auf Anlagen-Aufspaltungen beruhen und daß *O. L.* selbst heterozygot ist, d. h., daß sie auf Genkombinationen infolge einer früheren Kreuzung beruht. Vgl. auch Abb. 13 und Abb. 14.

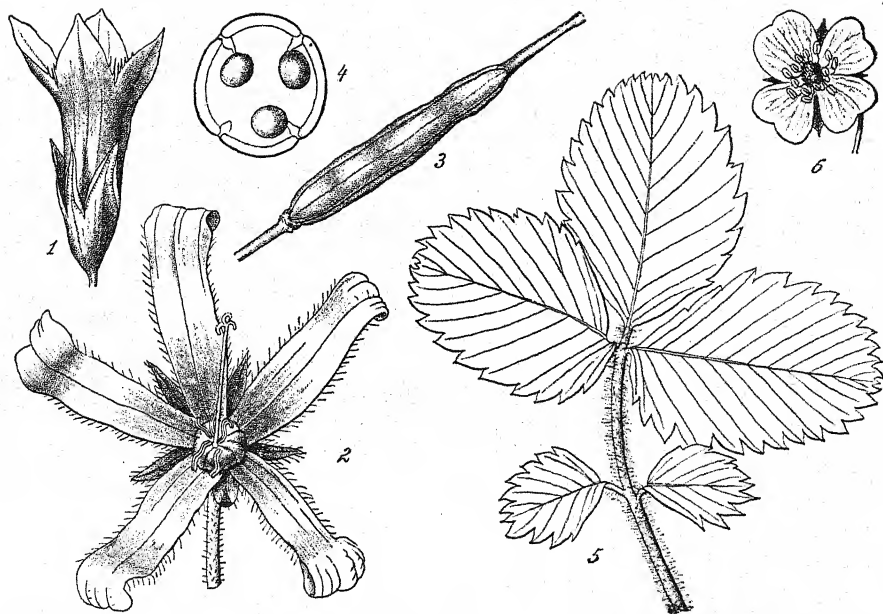


Abb. 20. Bei einzelnen Pflanzen auftretende Mutationen, die bei verwandten Gattungen und Arten charakteristische Merkmale bilden. — Fig. 1. *Gentiana calycina*, abnormerweise tetramere Blüte; die Blüten der nahe verwandten *G. campestris* sind stets vierzählig. — Fig. 2. *Campanula Medium*, Blüte mit getrennten Corollblättern; die verwandte Gattung *Michauxia* ist stets choripetal. — Fig. 3 und 4. Abnormerweise vierblättrige Schote von *Brassica oleracea*; die verwandte *B. quadrivalvis* ist durch das konstante Vorkommen von vier fertilen Fruchtblättern charakterisiert. — Fig. 5. *Fragaria collina* mit abnormerweise gefiederten Blättern; dieselbe Blattform findet sich bei ähnlichen *Potentilla*-Arten, z. B. *P. rupestris*. — Fig. 6. Tetramere Blüte von *Potentilla reptans* (sonst pentamer); die verwandte *P. pro-cumbens* ist stets tetramer. — Fig. 2 nach De Candolle, Fig. 1, 3–6 Original.

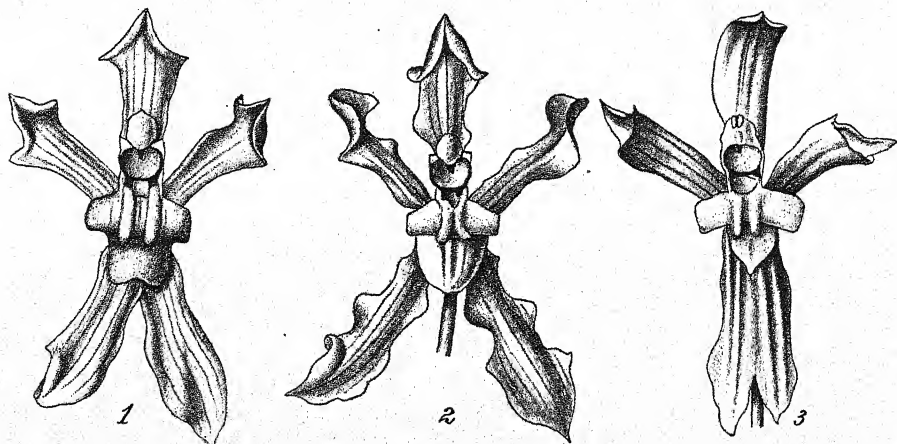


Abb. 21. In einem Blütenstande einer Orchideen-Art (*Gomea polymorpha*) auftretende Blütenmutationen, deren Gestaltung für andere Arten derselben Gattung charakteristisch ist; so entspricht Fig. 1 *G. divaricata*, Fig. 2 *G. crispa*, Fig. 3 *G. planifolia*. — Vergr. — Nach Porsch.

darbietenden Mutation die Forderung nahe, experimentell zu prüfen, ob nicht doch eine Aufspaltung von Anlagen vorliegt, die bei einer früheren Kreuzung vereint wurden.

Worauf die Mutation beruht, wissen wir nicht. Theoretisch kann angenommen werden, daß sie auf einer plötzlichen Genenänderung oder auf Genenneubildung oder Genenausfall zurückzuführen ist. Kritische Prüfung hat in neuester Zeit ergeben, daß die meisten — wenn nicht alle — sichergestellten Mutationen Verlustmutationen sind, d. h. vermutlich auf dem Ausfall von Genen beruhen. Bestätigt sich dies, dann sinkt der Wert der Mutation für die Bildung neuer Biotypen stark herab, denn es ist klar, daß dann Weiterentwicklung durch Mutation identisch sein müßte mit Degeneration, was dem ganzen Wesen der Evolution widerspricht. Immerhin als Faktor, der durch Neubildung von Formen zu der Mannigfaltigkeit der Organismen beiträgt, kann die Mutation zweifellos aufgefaßt werden.

Viel umstritten ist die Frage, ob neue Formen, d. h. dauernde Organisationsänderungen durch direkte Bewirkung entstehen können⁶⁸⁾. An der Möglichkeit, daß Organismen auf Einwirkungen mit morphologischen und physiologischen Änderungen reagieren, zweifelt allerdings niemand, denn dies ist eine allgemein bekannte Erfahrungstatsache. Die Meinungsverschiedenheit betrifft die Frage, ob diese durch direkte Bewirkung veranlaßten Änderungen genotypischer Art sind und infolgedessen vererbt werden können. Wenn man heute von der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ spricht, so meint man diese Frage⁶⁹⁾⁷⁰⁾.

Die exakte Beantwortung der Frage ist viel schwerer als die Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Kreuzung oder der Mutation, da hier nur Versuche mit viel weitergehenden Kautelen und unter schwierigeren Verhältnissen (Ausschaltung jeder Kreuzung, zahlreiche Versuchsgenerationen u. a.) entscheiden können. Auch hat die experimentelle Vererbungsforschung, gefesselt durch die Erfolge der Bastardierungsforschung, die ganze Frage in neuester Zeit stark vernachlässigt.

Es liegt eine große Zahl von Erscheinungen vor, welche für eine dauernde Organisationsänderung durch direkte Bewirkung sprechen. Nur einige derselben seien hier erwähnt.

⁶⁸⁾ Vgl. Warming E., Lehrbuch der ökolog. Pflanzengeographie. 1896. — Henslow G., The Origin of plant-structures by selfadaptation to the environment, 1895. — Wettstein R. v., Monographie der Gattung *Euphrasia*, 1895; Über direkte Anpassung. Alman. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, 1901. — Goebel K., Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen, 1898.

⁶⁹⁾ Man sollte infolgedessen richtiger von einer „Vererbung der durch direkte Bewirkung erworbenen Eigenschaften“ sprechen, denn daß andere, durch Verletzung, Erkrankung u. dgl. erworbene Eigenschaften dabei nicht in Betracht kommen, darüber herrscht Einigkeit.

⁷⁰⁾ Vgl. Rignano E., Über die Vererb. erworb. Eigenschaften. 1907. — Semon R., Der Stand d. Frage nach d. Vererb. erworb. Eigensch., in Abderhalden, Fortschr. d. nat. Forsch., II. Bd., 1910; Das Probl. d. Vererb. erw. Eigensch., 1912.

Eine pflanzengeographische Tatsache von großer Bedeutung, welche sich aus zahlreichen Untersuchungen ergibt, ist die, daß aus gemeinsamem Ur-

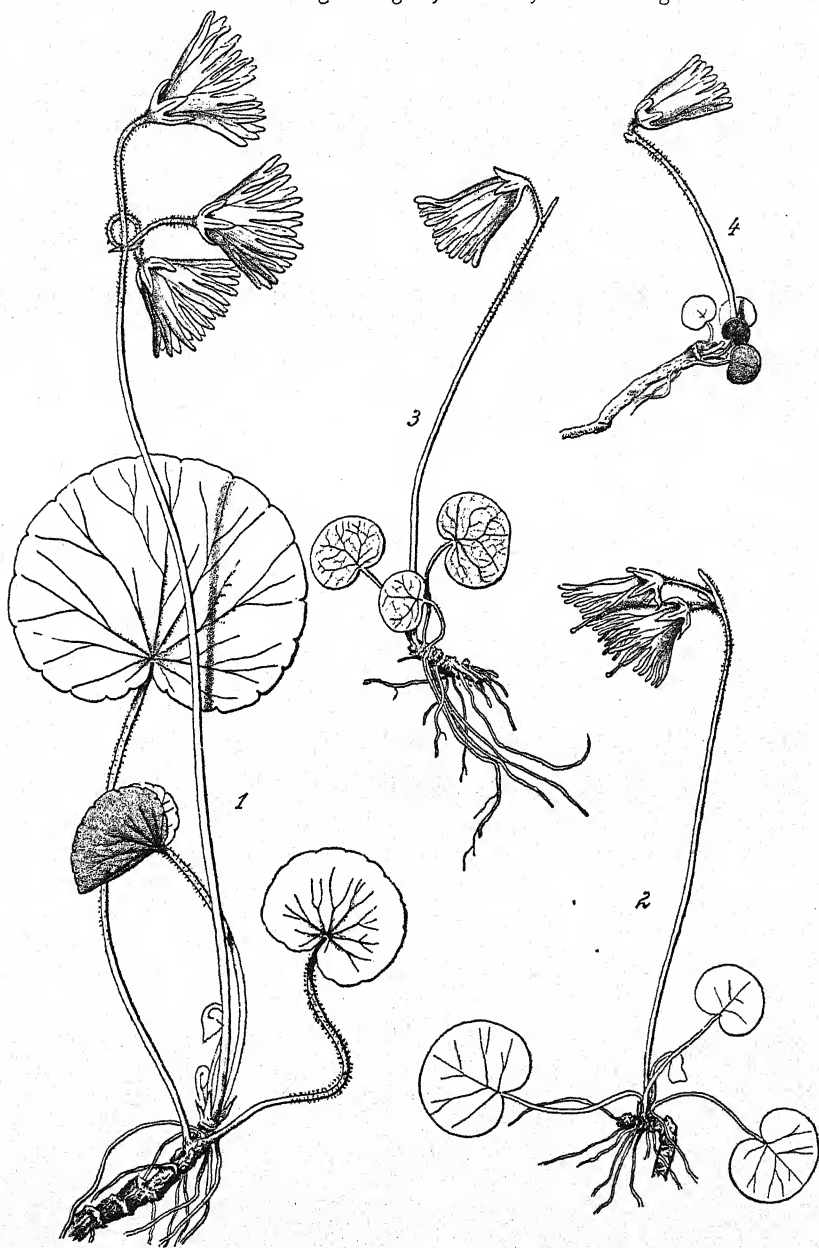


Abb. 22. Vikariierende Arten. — *Soldanella montana* (Fig. 1) vertritt in der Bergregion des Alpengebietes die hochalpine *S. alpina* (Fig. 2). — *Soldanella pusilla* (Fig. 3) vertritt in der Hochgebirgsregion der kalkarmen Gebirge die *S. minima* (Fig. 4) der südlichen Kalkalpen; nat. Gr. — Original.

sprunge entstandene Arten Areale bewohnen, die einander gegenseitig ausschließen (vikariierende Arten) und daß vielfach die Beschaffenheit dieser Arten deutliche Beziehungen zu den Lebensbedingungen in diesen Arealen aufweisen. Betrachten wir in solchen Fällen, in welchen noch nicht durch nachträgliche Veränderungen die ursprünglichen Erscheinungen verwischt sind, das Verhalten der Pflanzen etwas genauer, so finden wir, daß an den Grenzen der Areale sich Zonen von Übergangsformen einschleichen, welche gewiß nicht hybriden Ursprunges, sondern als morphologische und phylogenetische Übergänge aufzufassen sind. Dies trifft nicht bloß bei horizontaler, sondern auch bei vertikaler Aufeinanderfolge der Areale zu und wird

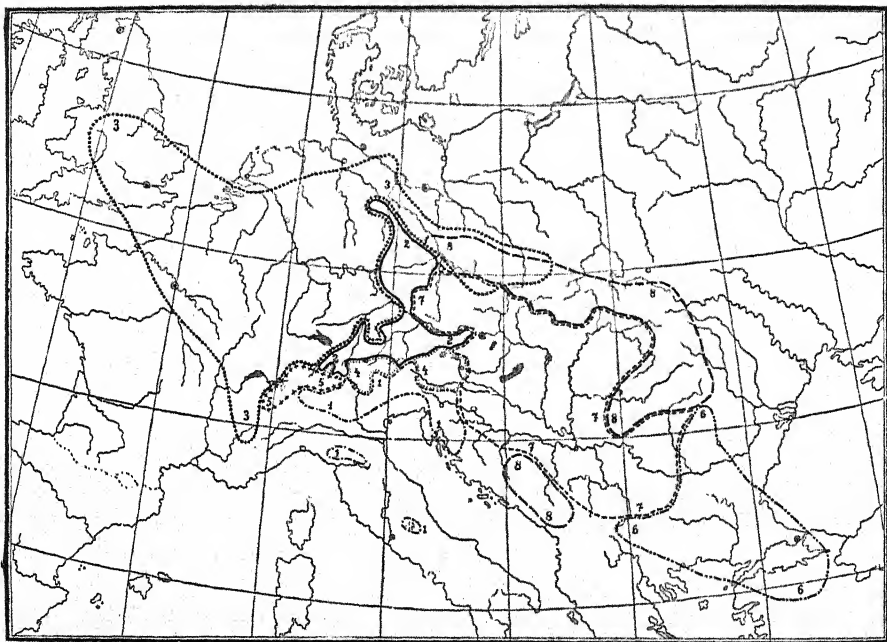


Abb. 23. Geographische Verbreitung von acht miteinander nahe verwandten Arten der Gattung *Gentiana*. — 1. *G. calycina*. — 2. *G. Sturmiana*. — 3. *G. Wettsteinii*. — 4. *G. rhaetica*. — 5. *G. ramosa*. — 6. *G. bulgarica*. — 7. *G. austriaca*. — 8. *G. carpathica*. — Original.

bei letzterer besonders deutlich. Abb. 22 und 23 illustrieren einige derartige Fälle. Man kann unmöglich annehmen, daß überall in diesen Zwischenzonen der Umwandlungsprozeß aus einer Art in die andere sich durch Heterogenese oder durch Kreuzung und Auslese vollzog; die einzige ungezwungene Erklärung der Erscheinung ist die, daß beim Vordringen aus einem Gebiete in das andere oder bei einer Änderung der Beschaffenheit dieser Gebiete direkt eine Umänderung der Pflanzen eintrat.

Zu ähnlichen Ergebnissen führt die Betrachtung der ernährungsphysiologischen Arten und Rassen. Das Vorkommen solcher bei Cormophyten ist schon lange bekannt; man weiß beispielsweise, daß *Rhododendron hirsutum*,

die rauhaarige Alpenrose der Alpen, unter gewissen Lebensbedingungen die rotbraune Alpenrose, *Rhododendron ferrugineum*, vertritt, daß es sich analog bei zahlreichen anderen Pflanzen verhält, z. B. auch bei den in Abb. 22, Fig. 3 u. 4 dargestellten *Soldanella*-Arten. Besonders auffallend wird dieses Verhältnis bei Parasiten, z. B. *Viscum*-Arten, *Orobanch*e-Arten u. a., und dann bei parasitischen Pilzen, z. B. bei Uredineen. Wenn eine solche parasitische Pflanze je nach der chemischen und physikalischen Beschaffenheit der Wirtspflanze in verschiedene neue Formen zerfällt und die erworbenen Eigenschaften sich als erblich erweisen, so ist der innige direkte Zusammen-

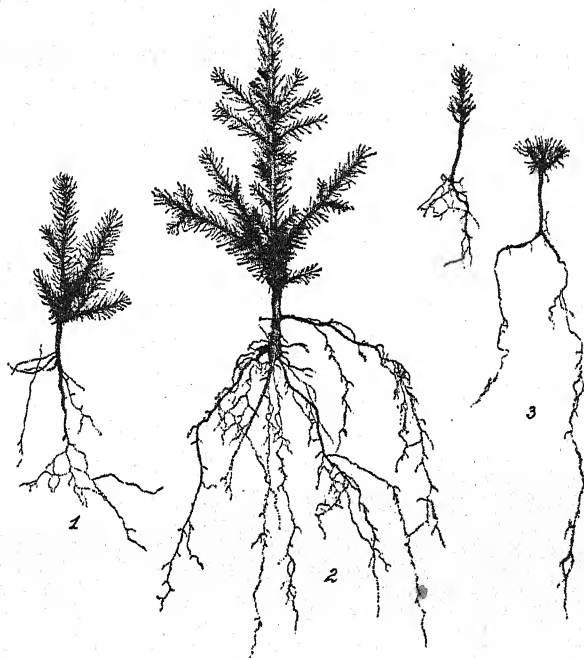


Abb. 24. Vererbung von Eigenschaften, die durch direkte Bewirkung erworben wurden. Dreijährige unter gleichen Verhältnissen (bei 200 Meter Meereshöhe) gezogene Fichten verschiedener Samenprovenienz. — Fig. 1. Samen aus dem Achantal bei 1600 Meter Höhe. — Fig. 2. Samen aus dem Achantal bei 800 Meter Höhe. — Fig. 3. Samen aus Finnland. — Nach Cieslar.

hang zwischen Ernährung und Beschaffenheit des Parasiten klar. Weder Kreuzung, noch Heterogenese könnten diese Verhältnisse befriedigend erklären.

Besonderer Nachdruck ist endlich auf exakte Versuche zu legen, welche den Einfluß der direkten Bewirkung und die Vererbung dadurch erworbener Eigenschaften ergaben. Abb. 24 illustriert einen solchen Versuch, den man mit Waldbäumen ausführte. Die Fichte zeigt je nach Höhenlage und Standortsverhältnissen zahlreiche im Zusammenhang mit diesen entstandene Formen. Aus den Samen solcher Standortsformen unter ganz anderen Ver-

hältnissen erzogene Pflanzen weisen dieselben Merkmale auf. Die Erklärung dieser Erscheinung durch „physiologische Nachwirkung“ versagt.

Andere Erscheinungen, die nur durch direkte Bewirkung und durch Vererbung der durch diese bedingten Veränderungen sich befriedigend erklären lassen, sind die Erscheinungen der Konvergenz, welche Organismen verschiedenster Herkunft unter analogen Lebensbedingungen zeigen, das Auftreten „nicht virulenter“ Rassen von Mikroorganismen bei geänderten Lebensbedingungen, die schrittweise Rückbildung eines Organes bei dauernder Nichtinanspruchnahme desselben, die Erhaltung des periodischen Verlaufes physiologischer Erscheinungen unter geänderten Außenbedingungen⁷¹⁾ u. a. m.

Wenn es eine Neubildung von Formen durch direkte Bewirkung und durch Vererbung der dadurch erworbenen Eigenschaften gibt — und daran kann bei unvoreingenommener Betrachtung der Tatsachen nicht gezweifelt werden — dann muß dieser Vorgang für das ganze Evolutionsphänomen von größter Bedeutung sein.

Die Evolution setzt voraus, daß die genotypische Konstitution der Organismen sich ändern kann. Neue Genenkombination wie bei der Kreuzung, Genenausfall wie bei der Mutation reicht dazu nicht aus. Es müssen neue Gene auftreten. Aus Nichts können diese nicht entstehen, sie können nur auf der Veränderung vorhandener Gene, beziehungsweise aus der Differenzierung von Genenkomplexen hervorgehen. Die Beeinflussung durch Außenfaktoren kann diese Veränderungen bewirken.

Der Vorgang der direkten Bewirkung ist dabei vergleichbar irgend einem anderen Reizvorgange. Diese Erkenntnis fügt sich unserem ganzen biologischen Wissen ein, denn der reizbedingte Ablauf der Erscheinungen ist gerade das, was den lebenden Organismus von den Objekten der nicht belebten Natur unterscheidet. Trifft dies zu, dann beruht die Evolution nicht auf einer mystischen Entwicklungstendenz, sondern sie ist reizbedingt; der klare Zusammenhang vieler Entwicklungsreihen mit Änderungen der Lebensweise (vgl. z. B. den Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Cormophyten und dem Landleben) steht damit in vollem Einklange.

Die vorstehenden Ausführungen haben mithin ergeben, daß die Neubildung von Formen, die Änderung der genotypischen Konstitution, in erster Linie auf direkter Bewirkung beruht; Kreuzung und Mutation tragen wesentlich zur Erhöhung der Mannigfaltigkeit bei.

Absichtlich wurde bisher bloß von dem Zustandekommen der sogenannten Organisationsmerkmale gesprochen, da es sich um diese in erster Linie handelt.

Eine stets mit Recht betonte Begleiterscheinung der Entwicklung ist, daß die dabei auftretenden Eigentümlichkeiten in der Regel funktionsgemäß sind, d. h. uns als sogenannte Anpassungen erscheinen. Über den Geltungsbereich der organischen „Zweckmäßigkeit“, d. h. über das Ausmaß der

⁷¹⁾ Vgl. Semon R., Über die Erbllichkeit der Tagesperiode. Biol. Zentralbl., Bd. 25, 1905 und Bd. 28, 1908. — Pfeffer W. in Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., 30. Bd., 1908.

„Anpassungsmerkmale“ ist viel diskutiert worden. Ganz abgesehen davon, ob die verwendeten Ausdrücke „Zweckmäßigkeit“, „Anpassung“ glücklich sind, ob nicht das Bestreben, Organisationseigentümlichkeiten im Sinne von Anpassungen zu deuten, vielfach übertrieben wird, muß es doch zugegeben werden, daß die Beschaffenheit der Organismen und ihrer Teile im allgemeinen den Eindruck des Funktionsgemäßen macht, so daß wir sagen können, ein guter Teil der Merkmale sind Anpassungsmerkmale.

Wie kommen nun diese zustande? Es war mit ein Grund für den großen Erfolg des Darwinismus, daß er das Zustandekommen neuer Merkmale überhaupt und zugleich deren Angepaßtsein zu erklären schien.

Es ist klar, daß weder direkte Bewirkung, noch Kreuzung oder Mutation an und für sich etwas Funktionsgemäßes bewirken muß. Es kann auf allen diesen Wegen auch etwas für den Organismus Gleichgültiges, ja Schädliches entstehen. Der Faktor, der das Funktionsgemäße fördert, indem er das Funktionswidrige ausschaltet, ist die Selektion, die natürliche Selektion im Kampfe ums Dasein oder die künstliche Selektion im Zustande der Domestikation. Die Bedeutung derselben liegt also nicht darin, daß sie etwas Neues überhaupt oder etwas Funktionsgemäßes selbst schafft, sondern darin, daß sie das Funktionswidrige beseitigt, wodurch das Funktionsgemäße oder wenigstens Gleichgültige verbleibt. Die Selektion spielt diese Rolle bei der Kreuzung ebenso wie bei der Mutation und der direkten Bewirkung. Bei letzterer kommt ihr noch eine ganz besondere Bedeutung zu. Hier werden durch die Selektion nicht bloß die ungünstigen Folgen direkter Bewirkung beseitigt, das sind die Organismen, welche infolge direkter Bewirkung funktionswidrige Beschaffenheit annahmen, sondern zugleich mit ihnen die Fähigkeit, in einem ungünstigen Sinne auf Außenbedingungen zu reagieren. Die Konsequenz davon ist, daß viele Veränderungen infolge direkter Bewirkung funktionsgemäß sind, wir nennen sie „direkte Anpassungen“.

Wenn Veränderungen durch direkte Bewirkung vielfach den Charakter von direkten Anpassungen haben, dann ist es auch verständlich, wenn so oft Organisationsmerkmale den Eindruck von Anpassungsmerkmalen machen, d. h. daß Anpassungsmerkmale zu Organisationsmerkmalen werden (*Cactaceae*, *Lemnaceae*, *Podostemonaceae* etc.).

Die Mannigfaltigkeit der Vorgänge, welche nach dem Gesagten bei der Entstehung neuer Formen eine Rolle spielen, wird dadurch erhöht, daß alle die genannten Faktoren in Wechselbeziehungen zueinander treten können; so können nach unseren Erfahrungen direkte Bewirkungen und Kreuzungen Mutationen auslösen; jede Mutation und jede Kreuzung schafft neue Möglichkeiten der direkten Bewirkung; Kreuzungen können zur Sterilität führen und erhöhen dadurch, wenn die Fähigkeit vegetativer Fortpflanzung vorhanden ist, die Erhaltung auftretender Mutation usw.; endlich ist die so häufige korrelative Verbindung einer Abänderung mit anderen Abänderungen zu beachten.

B. SPEZIELLER TEIL.

Eine Übersicht über das Pflanzenreich zeigt, daß dasselbe aus einer Reihe größerer Gruppen besteht, zwischen denen entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge sich nicht erweisen lassen, innerhalb deren aber Formen von weitgehender Übereinstimmung sich finden. Von solchen Gruppen -- Pflanzenstämmen, vgl. S. 14 -- lassen sich folgende sicher unterscheiden¹⁾:

I. Stamm. Myxophyta.

Zuerst einzellig, dann vielzellig. Vegetative²⁾ Entwicklungsstadien nur aus membranlosen Zellen gebildet. Autotrophe Ernährung³⁾ nie vorhanden. Geschlechtliche Fortpflanzung.

II. Stamm. Schizophyta.

Einzellig, einzeln lebend oder in Zellfamilien. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien mit Membran umkleidet. Autotroph oder heterotroph. Die autotrophen Formen besitzen eine charakteristische, als Farbstoff erscheinende (blaue, seltener rote oder gelbe) Eiweißverbindung, das Phycocyan. Jedwede Art geschlechtlicher Fortpflanzung fehlt.

III. Stamm. Zygothya.

Einzellig, einzeln lebend oder in Zellfamilien. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien zumeist mit Membran umkleidet, welche, außer bei den höchst organisierten Formen, aus schalenartigen Stücken zusammen-

¹⁾ In Anbetracht der kleinen Anzahl von Merkmalen, welche in der folgenden Übersicht angeführt sind, sei betont, daß die Unterscheidung der Stämme nicht auf Grund bestimmt gewählter Merkmale erfolgte, sondern aus dem Bestreben hervorging, durch Vergleich aller Formen Entwicklungskreise festzustellen. Entwicklungskreise müssen Formen von sehr verschiedener Ausbildung umfassen, was naturgemäß nur eine kleine Anzahl gemeinsamer Merkmale derselben zur Folge hat.

²⁾ Als „vegetative“ Stadien sind hier die der Ernährung und dem Aufbau des Individuums dienenden, im Gegensatz zu den reproduktiven oder Fortpflanzungsstadien gemeint.

³⁾ Autotrophe Pflanzen sind jene, die im erwachsenen Zustande imstande sind, die Hauptmenge ihrer Nahrung in Form anorganischer Verbindungen aufzunehmen: heterotrophe jene, welche die Hauptmenge ihrer Nahrung in Form organischer Verbindungen aufnehmen. (Vgl. Pfeffer W., Pflanzenphysiologie, I., S. 349 [1897].)

gesetzt ist. Autotroph (heterotroph sind nur wenige abgeleitete Formen). Die Zellen enthalten Chlorophyll, und zwar in seiner gewöhnlichen grünen oder in einer braunen Modifikation (*Bacillarieae*), oft daneben noch einen zweiten, gelb oder braun erscheinenden Stoff (Phycopyrrin der *Peridinieae*). Neben vegetativer auch sexuelle Fortpflanzung.

IV. Stamm. Phaeophyta.

Vielzellig. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien mit Membran umkleidet, diese nicht aus schalenartigen Stücken zusammengesetzt. Autotroph. Im Innern der assimilierenden Zellen eine dem Chlorophyll nahestehende charakteristische, als Farbstoff (gelb bis braun) erscheinende Eiweißverbindung (Phaeophyll). Vegetative und sexuelle Fortpflanzung.

V. Stamm. Rhodophyta.

Vielzellig. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien mit Membran umkleidet, diese nicht aus schalenartigen Stücken zusammengesetzt. Autotroph (heterotroph nur einzelne abgeleitete Formen). Im Innern der assimilierenden Zellen neben dem Chlorophyll eine charakteristische, als Farbstoff (meist rot) erscheinende Eiweißverbindung (Phykoerythrin). Vegetative und sexuelle Fortpflanzung.

VI. Stamm. Euthallophyta.

Einzellig oder vielzellig. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien mit Membran umkleidet, diese nicht aus schalenartigen Stücken zusammengesetzt. Autotroph oder (abgeleitete Formenreihen) heterotroph. Die autotrophen Formen stets mit Chlorophyll in den assimilierenden Zellen. Vegetative und sexuelle Fortpflanzung. Die autotrophen Formen (mit vereinzelten Ausnahmen) angepaßt an die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane im Wasser und ohne Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt.

VII. Stamm. Cormophyta.

Vielzellig. Zellen stets mit Membran umgeben, diese nicht aus schalenartigen Stücken zusammengesetzt. Autotroph (heterotroph nur wenige abgeleitete Formen). In den assimilierenden Zellen Chlorophyll. Neben verschiedenen Arten vegetativer stets sexuelle Fortpflanzung. Angepaßt an die Entwicklung wenigstens eines Teiles der Fortpflanzungsorgane außerhalb des Wassers und mit gesetzmäßiger Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt (Ausnahmen bei den einfachst organisierten und bei abgeleiteten Formen).

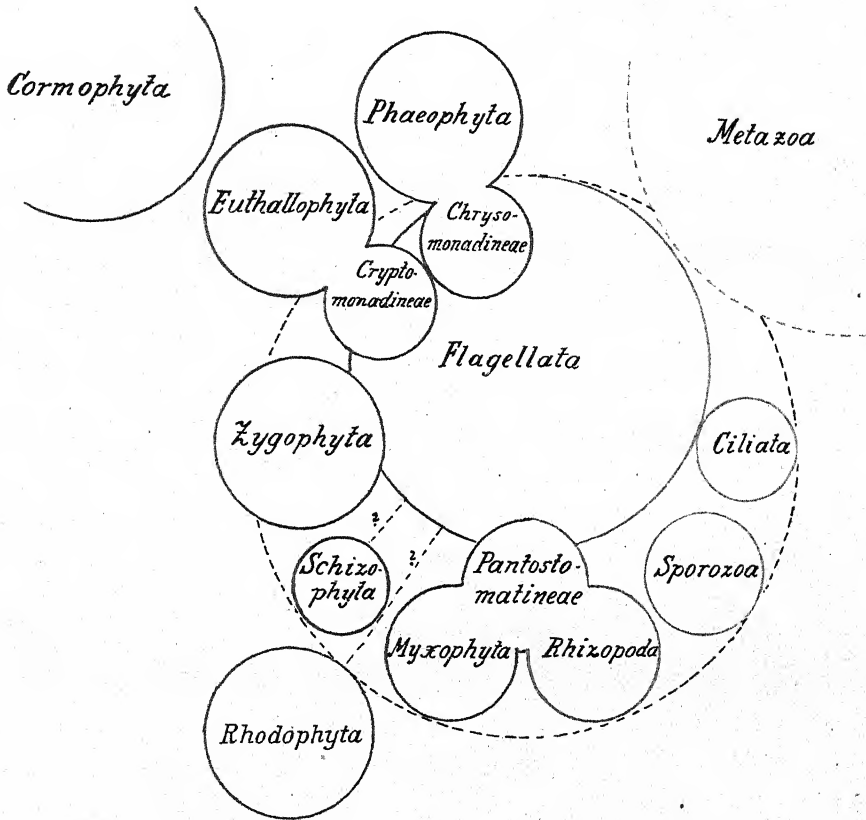
Zur Charakteristik dieser sieben Stämme sei folgendes erwähnt: Für die Stämme der *Myxophyta*, *Schizophyta*, *Phaeophyta* und *Rhodophyta* gilt durchaus das über das Wesen eines „Stammes“ Gesagte. Sie umfassen Organismen, deren entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang kaum zweifelhaft ist; sie zeigen keine nachweisbaren Beziehungen zu anderen der genannten Stämme. Im allgemeinen gilt dies auch von dem Stamme der *Euthallophyta*; nur ist es möglich, daß er in seiner heutigen Umgrenzung einzelne Gruppen mit einschließt, für die weitergehende Untersuchungen eine andere systematische Stellung ergeben werden. Der Stamm der *Cormophyta* umfaßt nur Formen von relativ hoher Organisation; es ist zweifellos, daß ihm Formen von einfacherer Organisation vorausgingen; es ist möglich, daß dieselben mit gewissen Formen des Stammes der Euthallophyten große Ähnlichkeit hatten, doch läßt sich dies nicht erweisen. Am wenigsten geklärt und darum am meisten umstritten ist der Stamm der *Zygophyta*. Er umfaßt in der hier angenommenen Fassung Formen von auffallender Ähnlichkeit der Organisation; er zeigt keinerlei Beziehungen zu anderen Stämmen. Ob aber die erwähnte Ähnlichkeit nur auf Analogie oder auf wirklicher genetischer Verwandtschaft beruht, ist zur Zeit nicht sicherzustellen. In diesem Sinne mag der Stamm in seiner heutigen Umgrenzung als provisorische Gruppe angesehen werden.

Die Aufeinanderfolge der Stämme in dem folgenden Abschnitte dieses Buches entspricht nicht einer genetischen Folge derselben, sondern beruht ausschließlich auf Zweckmäßigkeitsgründen.

Man pflegt gewöhnlich die unter die ersten sechs Stämme zusammengefaßten Formen als **Thallophyta**, Lagerpflanzen, in Gegensatz zu bringen zu den **Cormophyta**, Sproßpflanzen, und durch den Mangel gesetzmäßiger Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt zu charakterisieren. Die Gesamtheit der nicht in Wurzel, Stamm und Blatt gegliederten vegetativen Organe wird als Thallus, Lager bezeichnet. Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß diese Zusammenfassung vergleichend-morphologisch zulässig und zur Bezeichnung einer gewissen Organisationsstufe auch praktisch ist, daß sie aber deszendenztheoretischen Anschauungen nicht entspricht.

Von altersher hat sich die Einteilung der Pflanzen in **Kryptogamen** und **Phanerogamen** erhalten. Die erste dieser Gruppen umfaßte die Pflanzen der ersten sechs Stämme und überdies die ersten Abteilungen der Cormophyten, die Bryophyta und Pteridophyta; die zweite Gruppe umfaßt die Gymnospermen und Angiospermen. Die Unterscheidung der beiden Gruppen erfolgte ursprünglich auf Grund des Mangels oder Verborgenseins der Geschlechtsorgane einerseits (Kryptogamen), deren Deutlichkeit andererseits (Phanerogamen). Später, als die Unhaltbarkeit dieses Merkmales klar wurde, trachtete man die alte Einteilung durch eine andere Charakteristik und andere Nomenklatur (*Sporophyta* für *Cryptogamae* und *Spermatophyta* oder *Siphonogama* für *Phanerogamae*) zu erhalten. Heute ist es wohl am besten, diese Einteilung ganz fallen zu lassen, da sie sich in keiner Weise mit entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten in Einklang bringen läßt.

Seit langer Zeit übliche Bezeichnungen, die noch einer kurzen Erläuterung bedürfen, sind die Namen **Algen** und **Pilze**. Man hat mit diesen Namen ursprünglich die autotrophen (Algen) und heterotrophen (Pilze) Thallophyten bezeichnet in der Absicht, damit einheitliche systematische Gruppen zu benennen. Nachdem es sich nun herausgestellt hat, daß die so



Schematische Darstellung der phylogenetischen Beziehungen der Pflanzenstämme zu einander, zu Flagellaten-Gruppen und zu Gruppen des Tierreiches. Die Organismengruppen pflanzlicher Natur (Vorherrschen autotropher Ernährung) sind durch grüne, jene tierischer Natur durch rote Linien gekennzeichnet. Die unterbrochene schwarze Kreislinie umgrenzt die Protophyten und Protozoen.

zusammengefaßten Typen sehr verschiedenen Stämmen angehören (so umfassen die Pilze im älteren Sinne die Myxophyten, die heterotrophen Schizophyten und die heterotrophen Euthallophyten), ist es am zweckmäßigsten, die beiden Namen nicht im systematischen, sondern nur im biologischen Sinne zu gebrauchen und mit dem Namen „Algen“ ganz im allgemeinen die autotrophen, mit dem Namen „Pilze“ die heterotrophen Formen der ersten sechs Stämme zu bezeichnen.

Die Unterscheidung von sieben Pflanzenstämmen schließt natürlich nicht

aus, daß mehrere derselben entwicklungsgeschichtlich auf eine Organismengruppe einfachsten Baues zurückzuführen sind. Tatsächlich finden wir in der großen Gruppe der Flagellaten eine solche, deren heutige Vertreter mehr oder minder deutliche Beziehungen zu den einfachsten Formen der meisten der genannten Stämme aufweisen. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, als bekanntlich die Flagellaten auch Beziehungen zu Gruppen tierischer Organismen zeigen.

Die vielfachen morphologischen und biologischen Ähnlichkeiten der einfachsten Repräsentanten mehrerer Pflanzenstämme (*Myxophyta*, *Zygophyta*, *Phaeophyta*, *Euthallophyta*) mit Protozoen finden darin ihre Erklärung.

Eine Vorstellung von den möglichen Beziehungen der Pflanzenstämme zu dem Typus der Flagellaten einerseits, zu Protozoen andererseits gibt die auf Seite 63 abgedruckte schematische Darstellung⁴⁾.

Die systematische Stellung der Flagellaten läßt sich folglich dahin präzisieren, daß die Flagellaten jenen Typus einfachster Organismen repräsentieren, von dem nach verschiedenen Richtungen einerseits Organismenreihen ausstrahlen, die wir als Pflanzen bezeichnen, andererseits Organismen, die wir dem Tierreiche zuzählen.

Eine kurze Besprechung der Flagellaten sei darum hier der Behandlung der Pflanzenstämme vorausgeschickt.

⁴⁾ Vgl. auch Rosen F. in Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pfl., VIII. Bd., 1902. — Scherffel A., vergl. die Zitate auf d. nächsten Seite!

Flagellatae.¹⁾

Stets einzellig. Zelle mit deutlich differenziertem Zellkern und mit kontraktile Vakuolen. Vegetative Stadien beweglich und mit einer oder mehreren Geißeln (Flagellen, Abb. 26), seltener festsitzend und geißellos (Abb. 27) oder amöbenartig (Abb. 25). Ernährung heterotroph (animalisch oder saprophytisch oder parasitisch) oder autotroph; oft mehrere Ernährungs-

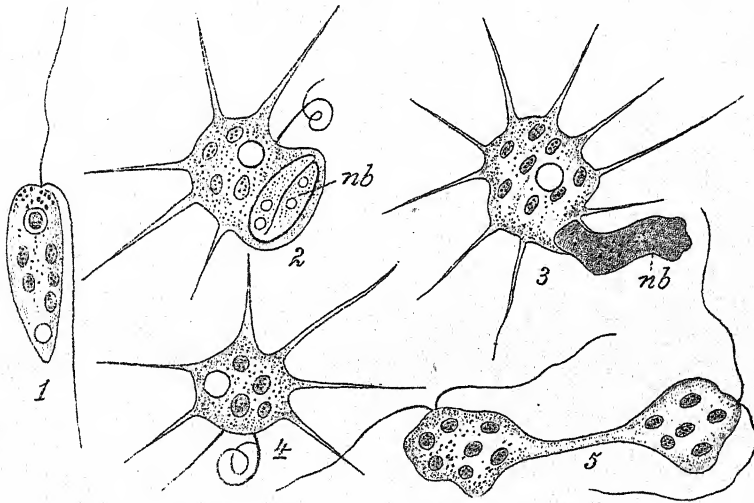


Abb. 25. Flagellaten. — *Pantostomatineae*. *Cercopodo radiatus*. — Fig. 1. Freischwimmend. — Fig. 2–4. Auf festem Substrate kriechend; nb Nahrungsballen, in Fig. 3 werden die Reste desselben ausgestoßen. — Fig. 5. Teilungsstadium. — Stark vergr. — Nach Klebs.

arten nebeneinander. Die autotrophen Formen mit Chromatophoren. Fortpflanzung asexuell durch Längsteilung, meist im geißeltragenden Zustande, manchmal in der Ruhe. Unbewegliche Ruhezustände (Cysten).

Die wichtigsten Gruppen sind:

¹⁾ Bütschli O., Die Protozoen in Bronn, Klass. u. Ord. d. Tierr., Bd. 1, Abt. 2, 1883 bis 1888. — Klebs G., Flagellaten-Stud. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. LV, 1892. — Senn G. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, I. 1a., S. 93, 1900 und die dort zitierte Literatur. — Scherffel A., *Phaeocystis globosa* nebst Betr. üb. d. Phylogenie nied. Org. Wissenschaftliche Meeresunters., N. F., IV., 1900; Kl. Beitr. zur Phylog. einig. Grupp.

A. Gruppen²⁾ mit heterotropher Ernährung, ohne Chromatophoren. (Tierische Flagellaten.)

1. *Pantostomatineae* (Abb. 25, Fig. 1—5, Abb. 26, Fig. 6). Alle Stellen der Zelloberfläche können mit Pseudopodien feste Nahrung aufnehmen.

Im Süßwasser und marin. — *Cercopodo*.

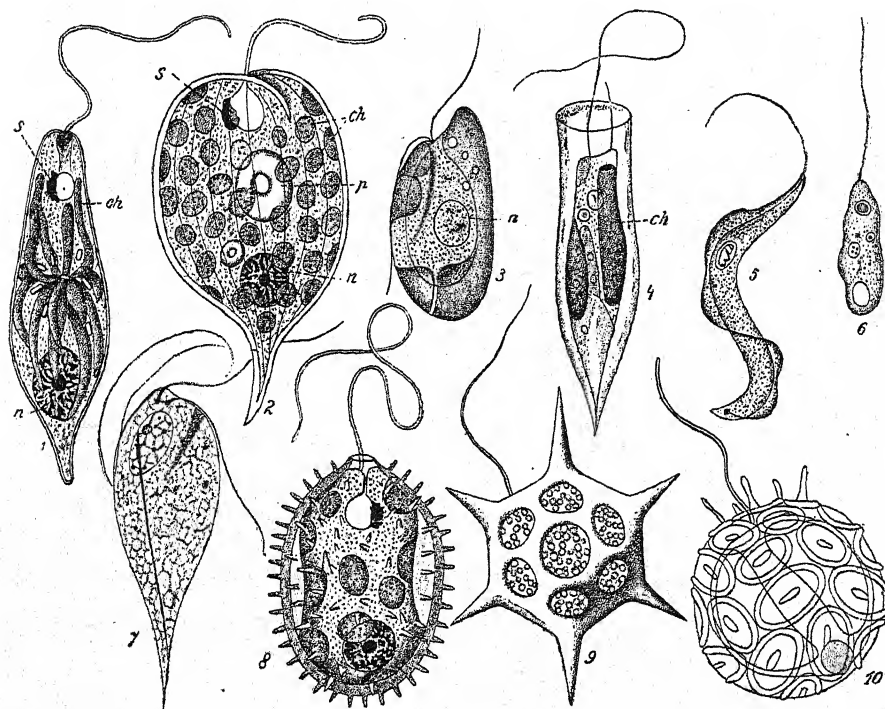


Abb. 26. Flagellaten. — Fig. 1. *Euglena viridis* (Euglenineae). — Fig. 2. *Phacus pleuronectes* (Euglenineae). — Fig. 3. *Rhodomonas baltica* (Cryptomonadineae). — Fig. 4. *Dinobryon sertularia* (Chrysomonadineae). — Fig. 5. *Trypanosoma tinea* (Protomastigineae). — Fig. 6. *Mastigamoeba invertens* (Pantostomatineae). — Fig. 7. *Trichomastix lacertae* (Protomastigineae). — Fig. 8. *Trachelomonas hispida* (Euglenineae). — Fig. 9. *Distephanus speculum* (Silicoflagellatae). — Fig. 10. *Syracosphaera pulchra* (Coccolithophorineae). — n Kern, s Stigma, ch Chromatophor, p Paramylon. — Alle Fig. stark vergr. — Fig. 1, 2, 8 nach Senn, 3 nach Karsten, 4 nach Klebs, 5 u. 6 nach Pascher, 7, 9, 10 nach Hartmann.

nied. Org. Bot. Zeitg., 59. Jahrg., 1901. — Lemmermann E., *Silicoflagellatae*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XIX., 1901. — Blackmann F. F., *The primitive Algae and the Flagell.* Ann. of Bot., 1900. — Lohmann H., *Die Coccolithophoridae*, eine Monographie etc. Arch. f. Protistenk., I., 1902. — Oltmanns F., *Morphol. u. Biol. d. Algen*, 2 Bände, 1904 u. 1906. — Lemmermann E., *Algen. Kryptogamenfl. d. M. Brandenb.*, III. Bd., 1907 u. 1908. — Pascher A., *Süßwasserflora*. Heft 1 u. 2, 1913 u. 1914. — Doflein F., *Lehrb. d. Protozoenk.*, 4. Aufl., 1916. — Hartmann M. und Schilling C., *Die pathog. Protoz.* 1917.

²⁾ Hartmann M. und Schüssler H. (Handwörterbuch d. Naturw., III. Bd., 1913) geben folgende Einteilung der Flagellaten: I. *Rhizomastigina*; II. *Protomonadina*; III. *Binucleata*; IV. *Hypermastigina*; V. *Chromomonadina* (*Chrysomonadina* + *Cryptomonadina*);

2. **Distomatineae**. Aufnahme fester Nahrung an zwei symmetrisch angeordneten Mundstellen.

In verunreinigten Wässern, mehrere Arten im Darminhalte von Tieren.

3. **Protomastigineae** (Abb. 26, Fig. 5 und 7, Abb. 27, Fig. 1—3). Aufnahme fester Nahrung nur an einer einzigen Mundstelle oder eine solche fehlt ganz.

Im Süßwasser oder marin, manche Formen endoparasitisch, so *Trypanosoma gambiense*, Erreger der Schlafkrankheit, *T. Brucei*, Erreger der Tsetse- oder Naganakrankheit der Huftiere, *T. Evansi*, Erreger der Surra vieler Säugetiere.

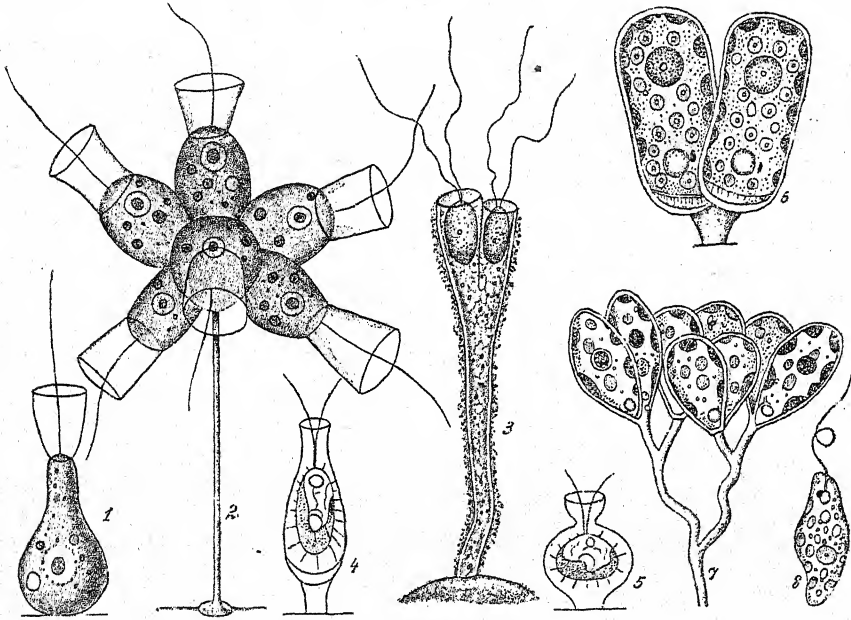


Abb. 27. Festsitzende Flagellaten. — Fig. 1. *Monosiga ovata* (Protomastigineae). — Fig. 2. *Codonosiga botrytis* (Protomastigineae). — Fig. 3. *Rhipidodendron splendidum* (Protomastigineae). — Fig. 4. *Derepyxis amphoroides* (Chrysomonadineae). — Fig. 5. *D. bacchanalis*. — Fig. 6. *Colacium calvum* (Euglenineae). — Fig. 7. *C. arbuscula*. — Fig. 8. Schwärmer von *Colacium vesiculosum*. — Alle Fig. stark vergr. — Fig. 1, 2 nach Francé, 3, 6, 7 nach Stein, 8 nach Lemmermann.

B. Gruppen mit vorherrschend autotropher Ernährung, mit Chromatophoren.

(Pflanzliche Flagellaten.)

4. **Chrysomonadineae** (Abb. 26, Fig. 4, Abb. 27, Fig. 4). Chromatophoren gelb oder braun. Stoffwechselprodukt fettes Öl oder Leukosin.

Sehr verbreitet im Süßwasser, bes. im Plankton. — *Synura*, *Dinobryon*, *Hydrurus*. — *Chromulina Rosanoffi* erzeugt den „Goldglanz“ der Wasseroberfläche.

VI. *Chloromonadina*; VII. *Euglenoidina*; VIII. *Phytomonadina*. Ordnung V—VII umfaßt die Flagellaten mit pflanzlicher Ernährung (Gruppe 4—9), Ordnung VIII umfaßt die *Volvocales* (vgl. S. 148).

5. *Cryptomonadineae* (Abb. 26, Fig. 3). Chromatophoren braun, rötlich oder grün. Stoffwechselprodukt Stärke.

Im Süßwasser und marin. — Hierher wohl auch die als „*Zooxanthella*“ bekannten, symbiotisch lebenden *Chrysidella*-Arten.

6. *Euglenineae* (Abb. 26, Fig. 1, 2 und 8, Abb. 27, Fig. 6—8). Chromatophoren grün. Vakuolensystem am Vorderende. Stoffwechselprodukt fettes Öl und Paramylon.

Vorherrschend in unreinem Wasser, einzelne in Tieren. — Manche Arten bewirken intensive Färbungen des Wassers, so *Euglena viridis*, *E. sanguinea* u. a. — *Phacus*, *Trachelomonas*.

7. *Chloromonadineae*. Chromatophoren grün. Vakuolensystem am Vorderende. Stoffwechselprodukt fettes Öl.

Hauptsächlich Schlammbewohner. — *Vacuolaria*.

8. *Coccolithophorineae* (Abb. 26, Fig. 10). Zellen im Innern eines aus Kalkplatten bestehenden Gehäuses.

Marin.

9. *Silicoflagellatae* (Abb. 26, Fig. 9). Zellen im Innern eines aus Kieselstäben bestehenden Gehäuses.

Im Meereswasser und fossil.

Das System der Flagellaten kann nur als ein provisorisches betrachtet werden, da viele Formen noch unzulänglich bekannt sind. Man erhält den Eindruck, als ob unter den lebenden Flagellaten Endglieder sehr verschiedener Entwicklungsreihen vorliegen würden; infolgedessen und in Anbetracht der „tierischen“ Natur vieler Flagellaten kann der ganze Typus nicht als ein den anderen Pflanzenstämmen gleichwertiger Stamm diesen an die Seite gestellt werden.

Beachtenswert ist der leichte Übergang von autotropher Ernährung zur heterotrophen bei vielen Formen³⁾, verbunden mit Chromatophorenverlust oder sogar rhizopodialer Beschaffenheit⁴⁾; dies erschwert die Abgrenzung der tierischen Flagellaten von den pflanzlichen.

Wie schon erwähnt wurde, zeigen einzelne Gruppen der Flagellaten deutliche Beziehungen zu den primitivsten Formen einiger Pflanzenstämme⁵⁾, so daß mehrfach (z. B. bei den *Peridinieae*, bei den *Volvocales* u. a.) mit Recht die Frage aufgeworfen werden kann, ob diese nicht zu den Flagellaten zu stellen sind. Die Beantwortung der Frage ist — unter Festhaltung der genetischen Beziehungen — nicht so sehr eine wissenschaftliche, als vielmehr eine der systematischen Zweckmäßigkeit. Eine ungezwungene Abgrenzung der Flagellaten gegenüber den hier in Betracht kommenden Pflanzenstämmen ergibt sich, wenn man unter den Flagellaten nur die Formen ohne sexuelle Fortpflanzung zusammenfaßt.

³⁾ Vgl. z. B. Zumstein H., Zur Morphol. u. Physiolog. v. *Euglena gracilis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34. — Ternetz Ch., Beitr. zur Morph. u. Physiolog. d. *Euglena gracilis*. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1912.

⁴⁾ Vgl. Pascher A., Flagellaten u. Rhizop. Arch. f. Prot.-Kunde, Bd. XXXVIII, 1917.

⁵⁾ Vgl. auch Pascher A., Über Flagell. u. Algen., Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXII, 1914.

I. Stamm. Myxophyta.

Organismen mit heterotropher, u. zw. durchwegs saprophytischer Ernährung, deren vegetative Stadien aus membranlosen Zellen oder Protoplasma-massen (Zellenaggregaten) gebildet werden. Erstes Entwicklungsstadium flagellatenähnlich. Sexuelle Fortpflanzung und antithetischer Generationswechsel (vgl. S. 38).

Der Stamm weist zu keinem der anderen Pflanzenstämme Beziehungen auf, dagegen ist die Ähnlichkeit mit Formen, welche den Flagellaten (*Pantostomatineae*, vgl. S. 66) oder dem Tierreiche (Rhizopoden) zugezählt werden, sehr groß. Dies ist auch der Grund, warum die Myxophyten wiederholt (De Bary, Zopf, Doflein) mit diesen unter dem Namen *Mycetozoa* zu einer systematischen Gruppe vereinigt wurden. Eine Abgrenzung der Myxophyten von den myxophytenähnlichen Tieren erscheint aber bei Festhaltung der zweifellosen innigen genetischen Beziehungen zwischen den beiden Gruppen immerhin möglich. Die Einreihung der *Myxophyta* unter die Pflanzen ist aber nach dem Gesagten eine mehr konventionelle, als sachlich geforderte.

Die genetischen Beziehungen der Myxophyten zu den Flagellaten ergeben sich nicht nur daraus, daß das Schwärmerstadium, welches der Keimung der Spore unmittelbar folgt, durchaus die Organisation der Flagellaten aufweist, sondern auch daraus, daß bei Flagellaten verschiedener systematischer Zugehörigkeit Plasmodienbildung, ja sogar Bildung von Stadien, die den Sporenbehältern der Myxophyten ähnlich sind, nachgewiesen wurde.¹⁾ Die Abgrenzung der Myxophyten von den Flagellaten ist jedoch leicht durchführbar in Anbetracht der sexuellen Fortpflanzung und des Generationswechsels der ersteren.

Die lange Zeit zu den Myxophyten gestellten *Labyrinthuleae* werden jetzt wohl mit Recht zu den Protozoen gezählt. Für die ebenfalls bisher zu den Myxophyten gezählten *Phylomyxineae* wurde die nahe Verwandtschaft mit den *Chytridiales* unter den Pilzen nachgewiesen. Selbst die Zugehörigkeit der *Acrasieae* zu den Myxophyten erscheint etwas zweifelhaft.

Eine Gliederung in Kohlensäure assimilierende („Algen“) und nicht assimilierende Formen („Pilze“) findet sich nicht; alle Myxophyten gehören dem zweiten Typus an. Sie bilden nur eine Klasse:

Myxomycetes, Schleimpilze²⁾.

Die Schleimpilze enthalten niemals Chlorophyll. Bei der Keimung der Spore tritt der Inhalt derselben unter Zerreißung der Membran oder Ab-

¹⁾ Vgl. Pascher A., Über die Myxomyceten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXXVI, 1918.

²⁾ Vgl. De Bary A., Die Mycetozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, X. Bd., 1859 u. 1867. — Rostafinski J. T., Sluzowce (*Mycetozoa*), Paris 1875. — Schröter J. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. Teil, 1. Abt., S. 1, 1892. — Lister A., A Mono-

werfen eines Deckelstückes vollständig heraus (Abb. 28, Fig. 1) und bildet zunächst einen hautlosen Schwärmer (Abb. 28, Fig. 3 und 4), der zumeist eine Cilie trägt und durch Schwingen derselben sich bewegt. Später wird die Beweglichkeit der Schwärmer geringer, sie ziehen die Cilien ein und bewegen sich durch Ausstrecken von Fortsätzen (Pseudopodien) nur amöben-artig (Myxamöben, Abb. 28, Fig. 2). Schwärmer und Myxamöben vergrößern sich durch Nahrungsaufnahme und vermehren sich durch Teilung; sie besitzen stets einen Zellkern. Nach längerer oder kürzerer Zeit erfolgt

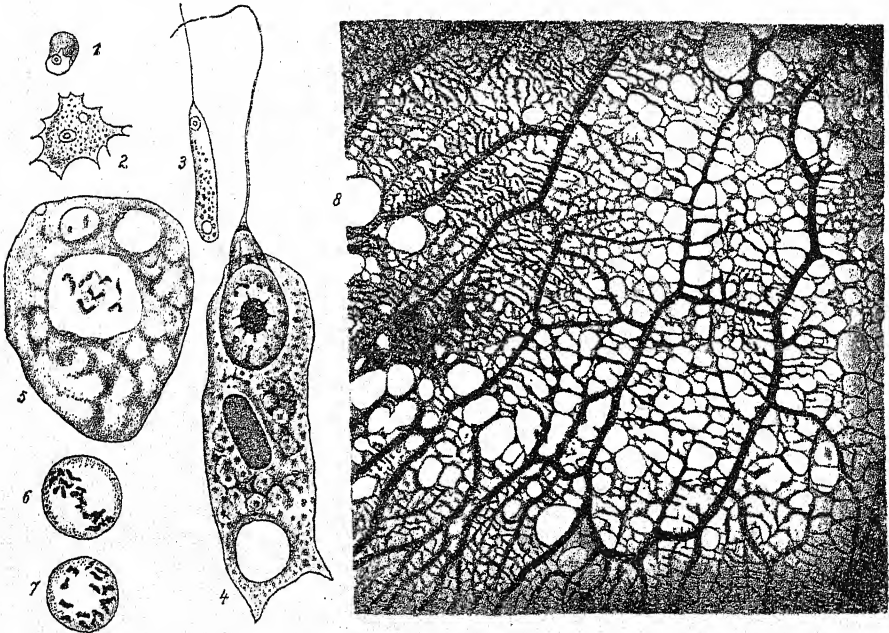


Abb. 28. Vegetative Stadien von Myxomyceten. — Fig. 1. Keimende Spore v. *Didymium difforme*. — Fig. 2. Myxamöbe. — Fig. 3. Schwärmer v. *D. complanatum*. — Fig. 4. Schwärmer v. *Amaurochaete fuliginosa*. — Fig. 5. Haploide Myxamöbe v. *Physarum didermoides*. — Fig. 6 u. 7. Kerne aus einem diploiden Plasmodium desselben. — Fig. 8. Stück aus einem Plasmodium v. *Badhamia utricularis*. — Fig. 1, 2, 3, 8 schwach, 4–7 stark vergr. — Fig. 1–3 nach Cienkowski, 4–7 nach Jahn, 8 nach Lister.

die Kopulation je zweier Myxamöben und die Vereinigung der so gebildeten Myxamöbo-Zygoten zu größeren Plasmamassen, den Plasmodien (Abb. 28,

graph of the *Mycetozoa*, London 1894; 2. ed. by G. Lister, London 1911. — Jahn E., Myxomycetenstudien. I. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XIX. Bd., 1900; II. a. a. O., XX. Bd., 1902; III. a. a. O., XXII. Bd., 1904; IV. a. a. O., XXIII. Bd., 1905; V. a. a. O., XXIV. Bd., 1906; VI. a. a. O., XXV. Bd., 1907; VII. a. a. O., XXVIa. Bd., 1908; VIII. a. a. O., XXIX. Bd., 1911. — Olive E. W., Monogr. of the *Acrasieae*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 30, 1902. — Schinz H., Die Myx. d. Schweiz. Mitt. Naturw. Ges. Winterthur, VI., 1906; *Myxogasteres* in Rabenh. Krypt.-Flora, 2. Aufl., 1915. — Lister A. a. G., Synops. of the ord. gen. etc. of Myc. Journ. of Bot., 45. Vol., 1907. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., I., 1907.

Fig. 8); dabei treten entweder die Myxamöben bloß zusammen, ohne ihre Selbständigkeit zu verlieren: Aggregatplasmodien (*Acrasieae*), oder sie verschmelzen vollkommen: Fusionsplasmodien (Abb. 28, Fig. 8). Die Plasmodien sind von wechselnder Größe (bis $1\frac{1}{2}$ Quadratmeter Flächenausdehnung bei *Brefeldia*) und Gestalt; sie treten bald als kompakte, schleimige Klumpen, bald als aderig verzweigte Stränge auf und bewegen sich auf dem Substrate durch Ausstrecken von Pseudopodien. Die Bewegungen werden wesentlich durch Außenfaktoren (Feuchtigkeitsdifferenzen des Substrates oder der umgebenden Luft usw.) beeinflusst und gehen auf rhythmisch verlaufende Strömungen im Protoplasma zurück³⁾.

Die Farbe der Plasmodien ist vielfach eine sehr lebhaft und von der Färbung der reifen Sporen unabhängige (weiß z. B. bei *Stemonitis*, gelb bei *Fuligo*, rot bei *Lycogala* etc.). Die Ernährung der Plasmodien⁴⁾ ist gleichwie die der Myxamöben eine saprophytische; sie geht in der Weise vor sich, daß die Nährstoffe entweder aus der Umgebung (Substrat) osmotisch aufgenommen oder den vom Plasma umhüllten Gegenständen entnommen werden. Am häufigsten finden sich Myxomyceten auf faulenden vegetabilischen Körpern (Holz, Stengeln, Hutpilzen, Exkrementen von Phytophagen). Bei Eintritt ungünstiger äußerer Bedingungen (Wärmemangel, Trockenheit) können in jedem Stadium des vegetativen Lebens Ruhezustände eintreten; sie bestehen darin, daß Schwärmer und Myxamöben sich abrunden und mit einer Haut umgeben (Mikrozysten), daß Plasmodien sich in harte, kugelige oder unregelmäßig geformte Körper umwandeln (Makrozysten, bzw. Phlebomorphen). Bei Eintritt günstiger Verhältnisse kann der ursprüngliche Zustand wieder angenommen werden. Die ungestörte Fortentwicklung der Plasmodien führt zu Sporenbehältern (Sporozysten, Sporangien) oder Sporenträgern, welche die Sporen entweder im Innern einer Hülle (Endosporeen) oder an der Außenfläche (Exosporeen) bilden. Die Sporenbehälter sind von sehr verschiedener und zumeist regelmäßiger Gestalt, sie können kugelig, walzenförmig, keulenförmig, glockenförmig sein; zuweilen bilden sie große, kuchenartige, zusammenhängende Massen von unbestimmter Form: Plasmodiocarpien. Sporenbehälter können sich wieder zu größeren Aggregaten verbinden: Aethalien. Bei der Bildung derselben geht aus einem Teile des Plasmodien-Plasmas eine häutige Unterlage, eine häutige Hülle, vielfach auch ein Stiel als Träger hervor; hierbei spielt Eintrocknung eine Rolle. Die Hauptmasse des Plasmas wird zur Bildung der Sporen verwendet; vor der Sporenbildung tritt Reduktionsteilung ein. Häufig entstehen bei Endosporeen neben den Sporen Bildungen, die als Capillitium⁵⁾

³⁾ Vouk V., Unters. üb. d. Bewegung d. Plasmodien. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 1912.

⁴⁾ Vgl. Čelakovský L. j., Über die Aufnahme lebender und toter verdaulicher Körper in die Plasmodien der Myxomyceten. Flora, 1892.

⁵⁾ Harper R. and Dodge B. O., The format. of the capillit. in Myxomyc. Ann. of Bot., XXVIII. Bd., 1914.

bezeichnet werden. Dasselbe besteht bald aus festen, einfachen oder verzweigten, stielrunden oder abgeplatteten Fäden, Stereonemata, bald aus hohlen Fasern, Coelonemata, die mannigfache Skulpturen (Stacheln, Schraubenleisten etc.) aufweisen. Die hohlen Capillitiumfasern enthalten

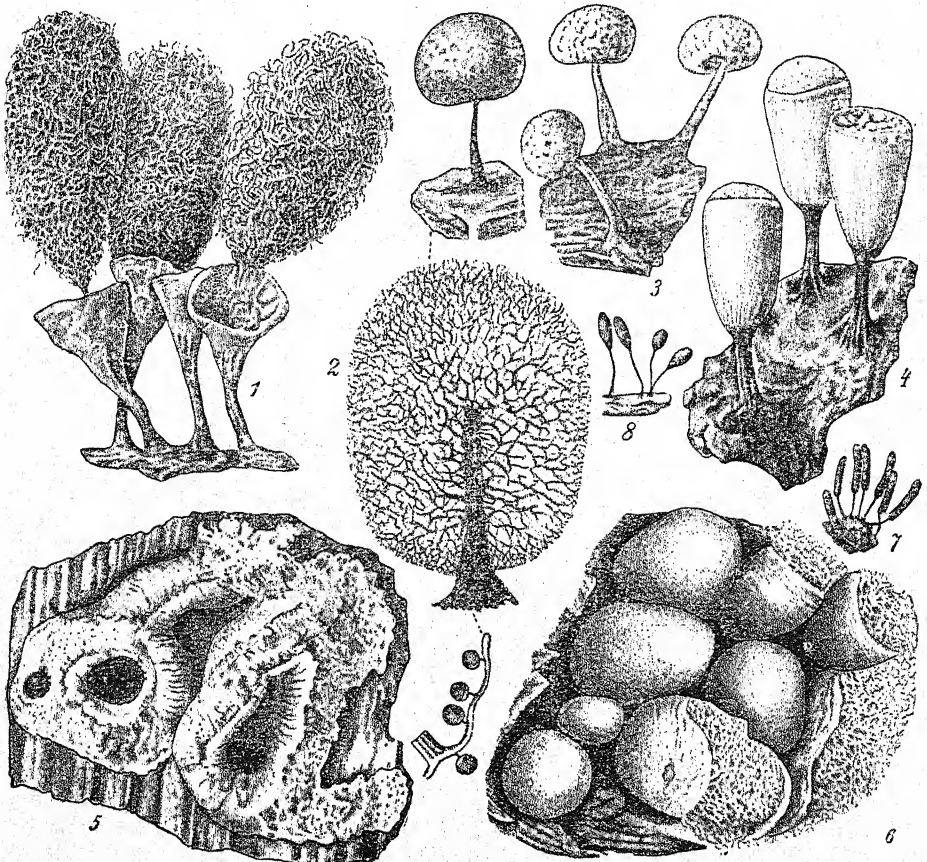


Abb. 29. Sporenbehälter von Myxomyceten. — Fig. 1. *Arcyria ferruginea*. — Fig. 2. Capillitium von *Lamproderma violaceum*, darunter mehrere Sporenbehälter bei schwacher Vergr., darüber ein Sporenbehälter bei stärkerer Vergr. — Fig. 3. *Physarum pusillum*. — Fig. 4. *Craterium minutum*. — Fig. 5. *Hemitrichia serpula*. — Fig. 6. *H. chrysospora*. — Fig. 7. *Comatricha typhoides*. — Fig. 8. *Lamproderma columbinum*. — Fig. 7, 8 schwach, 1, 2, 3–6 stärker vergrößert. — Nach Lister.

niemals Plasma; die Skulpturen werden aus dem umgebenden Plasma außen abgelagert. Nicht selten ist in die Unterlage, die Hülle oder das Capillitium kohlensaurer Kalk abgelagert. Die Sporen sind am häufigsten kugelig, stets einzellig, und besitzen vielfach netzig oder stachelig skulpturierte Wände, die gleichwie die Capillitiumfasern aus eiweißartigen Substanzen (Keratinen)

bestehen⁶⁾; die Farben der Sporen rühren von Tinktionen der Zellwand her; unter ihnen sind violette und violettbraune, dann rote und gelbe am häufigsten.

Zwischen der einen Sexualakt darstellenden Kopulation der Myxamöben⁷⁾ und der vor der Bildung der Sporen eintretenden Reduktion finden geradeso wie zwischen letzterer und der nächsten Kopulation vegetative Teilungen statt, so daß der ganze Entwicklungszyklus sich als antithetischer Generationswechsel darstellt. Es ist charakteristisch, daß die der Diplophase angehörnden Stadien (Plasmodien, junge Sporenbehälter) in höherem Maß dem Leben außerhalb des wasserreichen Substrates, also anderen Lebensbedingungen als die Stadien der Haplophase angepaßt sind.

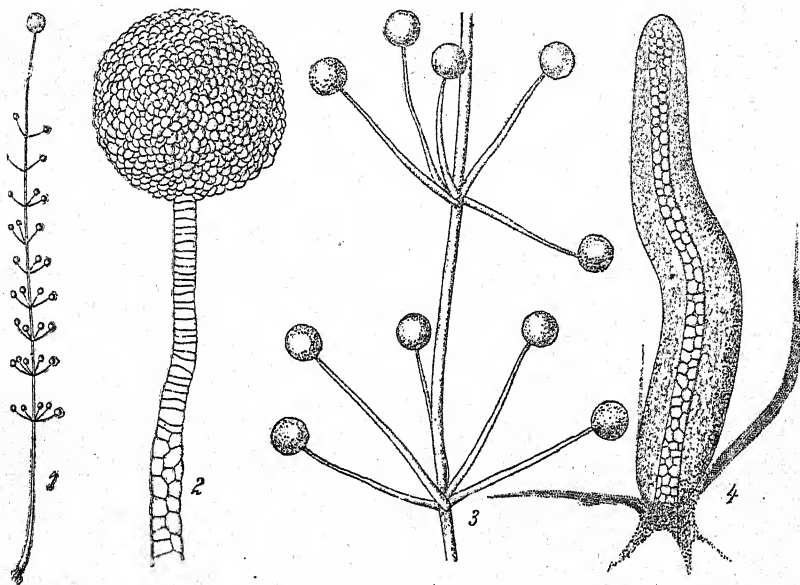


Abb. 30. *Acrasieae, Polysphondylium violaceum*. — Fig. 1. Reifer Sporenbehälter. — Fig. 2. Einzelner Wirtelast. — Fig. 3. Stück eines Sporenbehälters. — Fig. 4. Anlage eines Sporenbehälters. — Fig. 1 schwach, die übrigen stärker vergr. — Nach Brefeld.

Die Klasse der Myxomyceten umfaßt nach dem derzeitigen Stande der Kenntnisse ungefähr 55 Gattungen mit beiläufig 450 Arten; die meisten derselben sind aus den gemäßigten Gebieten Europas und Nordamerikas bekannt geworden. Mehrere Arten, wie *Stemonitis fusca*, *Physarum cinereum*, *Fuligo septica*, *Lycogala epidendrum* u. a. sind Kosmopoliten.

⁶⁾ Vgl. Wettstein F., Das Vorkommen v. Chitin etc. Sitzber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 130. Bd., 1921.

⁷⁾ Da die Kopulation im Myxamöbenstadium eintritt, ist die Angabe, daß sexueller Dimorphismus der Plasmodien existiert, nicht sehr wahrscheinlich (vgl. Pinoy E. in C. R. des séances d. l. soc. de Biol., tom. 64., 1908); eher wäre sexueller Dimorphismus im Myxamöbenstadium zu erwarten.

1. Ordnung. *Acrasieae*.⁸⁾

Aggregatplasmodien.

Systematische Stellung der Ordnung unsicher. Hierher u. a. *Copromyxa protea* auf altem Mist, 1–2 Millimeter hohe, spindelförmige, gelblichweiße Körper bildend. — *Dictyostelium mucoroides*, mucorähnlich, auf ähnlichen Substraten. — *Polysphondylium violaceum* auf Mist. Sporenbehälter zirka 1 Zentimeter hoch, mit wirteligen Ästen (Abb. 30, Fig. 1–4).

2. Ordnung. *Myxogastères*.

Fusionsplasmodien.

a) *Exosporeae*. Der Sporenträger erhält kleine rundliche Ausstülpungen, die schließlich als Sporen abfallen. Sporen vor der Keimung mehrkernig. *Ceratiomyxa fruticulosa* auf modernem Holze. Weißliche Plasmodien.

b) *Endosporeae*. Sporenbildung im Inneren der Sporenbehälter. Sporen einkernig.

Hierher gehört die Mehrzahl der Myxomyceten, darunter sind viele auf faulendem Holze verschiedener Bäume sehr häufig, so *Tubifera ferruginosa* (= *Tubulina cylindrica*) mit rotem, erdbeerähnlichem Plasmodium und braunen Sporenbehältern, *Arcyria* (Abb. 29, Fig. 1) *nutans* und *A. demidata* (= *pumicea*) mit netzförmigem Capillitium, erstere gelb, letztere rot, *Lycogala epidendrum* mit zinnoberrotem Plasmodium und braungrauem, gasteromycetenähnlichem Sporenbehälter, *Trichia varia* und *T. favoginea* (= *chrysosperma*), *Hemitrichia* (Abb. 29, Fig. 5 und 6) *clavata* mit gelben Sporenbehältern, deren Capillitium-Fasern schraubige Skulpturen zeigen, *Reticularia Lycoperdon* mit großen, braunen, kuchenartigen Sporenbehältern, *Stemonitis fusca* und *Comatricha typhoides* (Abb. 29, Fig. 7) mit braunschwarzen, walzenförmigen Sporenbehältern etc. — Die weißen, speichelähnlichen Plasmodien von *Mucilago spongiosa* (= *Spumaria alba*) überziehen Halme, Äste u. dgl. und werden an diesen zu brüchigen aschenartigen Sporenbehältern. — Die gelben, oft sehr ausgedehnten Plasmodien von *Fuligo septica* bilden die bekannte „Lohblüte“ auf Gerberlohe, Holzstrünken, in Gewächshäusern, Stallungen u. dgl.; sie werden zu ausgebreiteten Sporenbehältern, die von einer gelben brüchigen Hülle umgeben sind. — Die Plasmodien von *Diderma niveum*, *Lamproderma violaceum* und anderen Arten leben am Rande des schmelzenden Schnees oder auf dem Schnee selbst.

Jener Organismus, welcher die Ursache der Malaria ist und als *Plasmodium* beschrieben wurde (*Pl. malariae, vivax, praecox*), hat trotz der Übereinstimmung des Gattungsnamens mit der Bezeichnung für ein Myxomycetenstadium mit den Myxomyceten nichts zu tun. Neuere Untersuchungen haben den ganzen Entwicklungsgang dieses Organismus klargestellt und seine Einreihung unter die Protozoen, und zwar in die Gruppe der Hämosporidien bewirkt.

⁸⁾ Skupienski F. X., Sur la sexual. chez une esp. de Myxomyc. Acrasiée. C. R. Ac. de Paris, CLXII., 1918.

II. Stamm. Schizophyta.

Einzellige Organismen, deren Zellen einzeln bleiben oder zu Cönobien sich verbinden. Die Zellen weisen eine Membran auf, jedoch keine Differenzierung des Inhaltes, welche der sonst im Pflanzenreiche so allgemein verbreiteten Differenzierung in Kern und Cytoplasma ganz entsprechen würde. Jedwede Art geschlechtlicher Fortpflanzung fehlt. Die Formen mit gefärbtem Inhalte besitzen neben dem Chlorophyll und Carotin einen zumeist blau erscheinenden Farbstoff, das Phycocyan.

Die Schizophyten bilden einen in sich geschlossenen, zu den Flagellaten und zu anderen Stämmen des Pflanzenreiches nicht einmal deutliche morphologische Beziehungen aufweisenden Pflanzenstamm. Sie repräsentieren zweifellos den einfachsten Typus pflanzlicher Organisation. Sie erscheinen in zwei Gruppen gegliedert, die so klare genetische Beziehungen zu einander aufweisen, daß sogar ihre Abgrenzung manchmal Schwierigkeiten bereitet. Die eine Gruppe (*Schizophyceae*) umfaßt Formen mit gefärbtem Zellinhalte, welche auch von anorganischen Verbindungen sich ernähren und daher dem Typus der „Algen“ zugezählt werden; die zweite Gruppe (*Schizomycetes*) enthält zumeist farblose, von organischen Verbindungen lebende Formen, die daher auch als „Pilze“ (Spaltpilze) bezeichnet wurden. Genetische Beziehungen zwischen Schizomyceten und anderen „Pilzen“ wurden wiederholt angenommen, konnten aber niemals erwiesen werden; ebenso sind keine Beziehungen der Spaltalgen zu anderen „Algen“ vorhanden. Wenn auch die Zusammengehörigkeit der beiden Klassen der Schizophyten klar ist, so ist es doch nicht leicht, den phylogenetischen Zusammenhang festzustellen. Nach allgemein biologischen Gesichtspunkten erscheint es ganz verständlich, daß die autotrophen Schizophyceen den ursprünglicheren, die heterotrophen Schizomyceten den abgeleiteten Typus darstellen. Doch spricht auch wieder manches für die größere Ursprünglichkeit der Schizomyceten (Vorkommen von Bewegungsorganen, größere Mannigfaltigkeit der Ernährungsart u. a.) Die hier angenommene Reihenfolge der Klassen ist daher nicht sicher eine genetische.

1. Klasse, Schizophyceae*), Blaualgen, Spaltalgen¹⁾.

Stets einzellig; einzeln lebend, oder die durch Teilung entstandenen Zellen bleiben zu Cönobien verbunden, welche je nachdem, ob die Teilungs-

*) = *Cyanophyceae*.

¹⁾ Vgl. Bornet E. et Flahault Ch., Revision des Nostocacées hétérocystées. Ann. sc. nat., 1886 u. 1887. — Kirchner O., Algenflora von Schlesien, 1878. — Gomont M., Monograph. des Oscillariées. Ann. sc. nat., 1892. — Hansgirg A., Algenflora von Böhmen, II., 1893. — Hansgirg A., Physiol. u. algolog. Studien, Prag 1887. — Kirchner O. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. 1a., S. 45ff. und die dort zitierte Literatur. — Zacharias E., Über die Cyanophyceen, 1900. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgeschichte, I., 1907. — Lemmermann E., *Schizophyceae* in Kryptogamenfl. d. Mark Brandenburg, III. Bd., 1907, und die dort zitierte Literatur. — Forti A., Syll. Myxophyceae

ebene immer in derselben oder in verschiedenen Richtungen liegt, fadenförmig, platten- oder klumpenförmig sind. Sämtliche Individuen eines Cönobiums sind gleichwertig, oder es findet sich eine Arbeitsteilung dadurch angedeutet, daß einzelne im vegetativen Zustande verharren, während andere zu Dauersporen oder zu Heterozysten werden, oder dadurch, daß ein Gegensatz zwischen Grund und Spitze des Cönobiums (besonders geformte „Apikalzellen“) sich ausbildet.

Der Zellinhalt zeigt eine Differenzierung in einen gefärbten peripheren Teil („Chromatophor“ oder Chromatoplasma) und einen farblosen zentralen Teil („Zentralkörper“ oder Centrioplasma, Abb. 31).

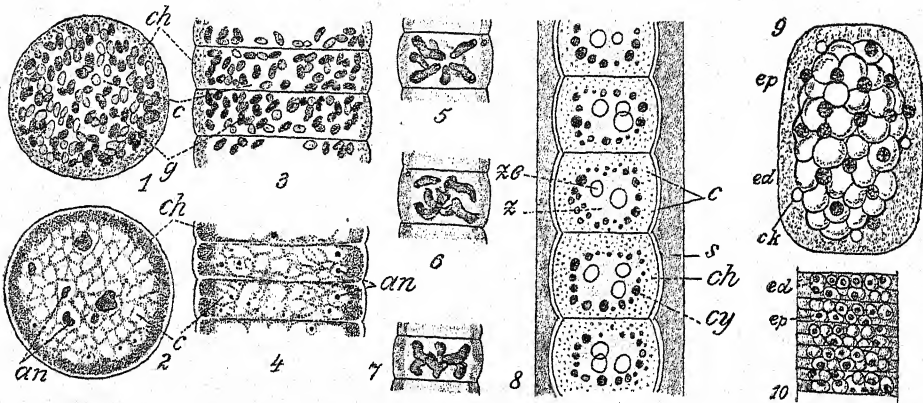


Abb. 31. Zellenstruktur der Schizophyceen. — Fig. 1—4. *Oscillatoria princeps*; Fig. 1 u. 2 Einzelzelle im Flächenbilde, Fig. 3 u. 4 Fadenstücke in der Seitenansicht; *ch* Chromatophor, *c* Zentralkörper; in Fig. 1 u. 3 sind die Glykogenkörner *g* im Zentralkörper deutlich sichtbar gemacht worden; *an* Anabäninkörner. — Fig. 5—7. *Oscillatoria anguina*; „Pseudomitosen“. — Fig. 8. *Tolypothrix lanata*; *s* Scheide, *c* Cytoplasma, *ch* Chromatophoren, *cy* Cyanophycinkörner, *z* Zentralkörper, *ze* Zentralkörper (Eiweiß). — Fig. 9. Schema der Schizophyceenzelle. — Fig. 10. Fadenstück von *Oscillatoria Frählichii*; *ek* Ektoplasten, *ep* Epiplasten, *ed* Endoplasten. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1—7 nach Fischer, 8 nach Kohl, Fig. 9 u. 10 nach Baumgärtel. (Die in der Figurenerklärung gebrauchten Bezeichnungen entsprechen den Auffassungen der genannten Forscher.)

Die Deutung dieser beiden Teile im Vergleiche mit den Zellteilen anderer Pflanzen ist noch kontrovers²⁾. Hauptsächlich wurden bisher zwei Ansichten vertreten; nach der einen entspricht der Chromatophor dem Cytoplasma mit Chromatophoren, der Zentralkörper dem Kerne; nach der anderen repräsentiert der Zentralkörper das Cytoplasma, in dem mithin Differenzierung in Kern und Plasma noch nicht eingetreten wären. Die

rum, in De Toni, Syll. Alg., V., 1907. — Oltmanns F. in Handw. d. Naturw., IX. Bd., 1913. — Migula W., Die Spaltalgen. Stuttgart, 1916.

²⁾ Vgl. insb. von neueren Arbeiten: Wager H., The cell-struct. of the Cyanoph. Proc. Roy. Soc., 72., 1903. — Kohl F. G., Üb. d. Organis. u. Phys. d. Cyanoph. Jena 1903. — Fischer A., Die Zelle der Cyanoph. Bot. Zeitg., 63., 1905. — Olive E. W., Mitot. divis. of the nuclei of the Cyanoph. Beih. bot. Zentralbl., XVIII., 1. Abt., 1905. — Guilliermond A., Contrib. à l'étude cytol. des Cyanoph. Rev. gen. d. Bot., XVIII., 1906. — Baumgärtel O., Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenkunde, 41. Bd., 1920.

ersterwähnte Ansicht stützt sich u. a. darauf, daß im Zentralkörper an Mitosen erinnernde Bildungen vorkommen (vgl. Abb. 31, Fig. 5–7), nach der zweiten Ansicht bestehen dagegen diese Bildungen aus einem Kohlehydrat (Anabänin). Die ersterwähnte Ansicht wurde besonders von Kohl und Guilliermond, die letztere von A. Fischer vertreten.

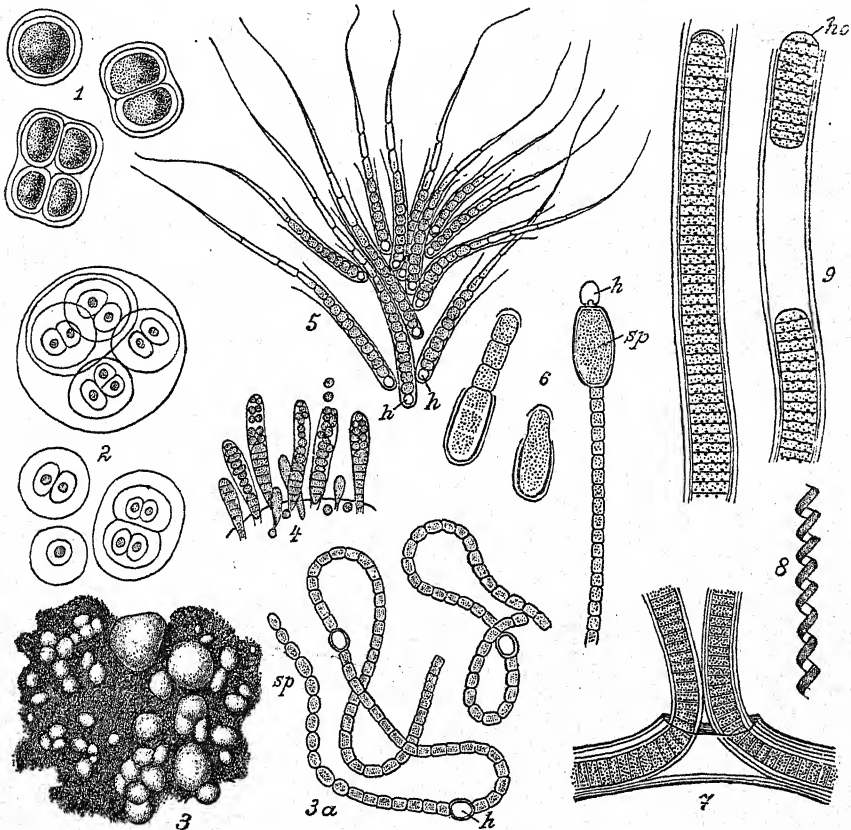


Abb. 32. Schizophyceen. — Fig. 1. *Chroococcus turgidus*; 400fach vergr. — Fig. 2. *Gloeocapsa sanguinea*; 400fach vergr. — Fig. 3. *Nostoc sphaericum*, Kolonien in nat. Gr. — Fig. 3 a. Ein paar Fäden von *Nostoc verrucosum*; 500fach vergr. — Fig. 4. *Chamaesiphon confervicola*; 440fach vergr. — Fig. 5. *Rivularia minutula*; 200fach vergr. — Fig. 6. *Anabaena macrosperma*; 100fach vergr.; rechts ein Cönobium, links keimende Arthrosproten. — Fig. 7. *Plectonema Tommasinianum*; 220fach vergr. — Fig. 8. Fadenstück von *Spirulina major*. — Fig. 9. *Lyngbya aestuarii*; 150fach vergr.; rechts ein Faden mit Hormogonienbildung (ho). — In allen Figuren: h = Hererozysten, sp = Sporen. — Fig. 1, 2, 3 nach Cooke, Fig. 4, 5, 7 nach Hansgirg, Fig. 8 nach Gomont, Fig. 3 a, 6, 9 Original.

In neuester Zeit hat Baumgärtel die Verhältnisse genau untersucht (Abb. 31, Fig. 9 u. 10). Er unterscheidet den peripheren Teil als Chromatoplasma, welches die Assimilationspigmente in diffuser Verteilung enthält, von dem hyalinen Centroplasma. In diesem finden sich die Endoplasten (ein Gemisch von Proteiden), welche die Matrix für folgende zwei Plattenarten abgeben: die Epiplasten, welche bei optimalen Assimilationsbedingungen entstehen und aus einer resistenten Hülle von hochkondensierten Nucleoglykoproteiden, sowie aus einem weniger resistenten Kern, der nur Proteincharakter aufweist,

bestehen; die Ectoplasten, die bei überwiegend saprophytischer Lebensweise an der Peripherie des Centroplasmas auftreten und aus Proteinsubstanzen bestehen. Baumgärtel faßt daher das Centroplasma als einen primitiven Zellkern auf, der noch die spezifischen Kernfunktionen mit der Rolle der Kohlehydrat-Assimilatoren vereint.

Der Chromatophor erscheint durch einen zumeist blaugrünen (seltener roten, gelben oder braunen) Farbstoff tingiert; derselbe besteht aus Chlorophyll, Karotin und Phycocyan³⁾. Die Membran des einzelnen Individuums zeigt sehr häufig eine Scheidung in eine sehr dünne, das Zellinnere umgebende Wandschicht und eine ausgeschiedene oder durch Verquellung der Wandschicht entstehende Gallerthülle. In der Membran finden sich Zellulose und Pektinstoffe, letztere besonders in der Gallerthülle⁴⁾. Die Cönobien sind von unregelmäßig geformten Gallerthüllen oder von Scheiden umschlossen; Gallerthüllen und Scheiden zeigen nicht selten auffallende Färbungen. Erstes Assimilationsprodukt ist Glykogen. Als Reservestoffe kommen Cyanophycin-körner (Eiweiß) vor. Außerdem finden sich besonders im Inhalte vieler Planktonformen „Schwebekörperchen“, deren Natur noch nicht vollkommen aufgeklärt ist⁵⁾. Bei fadenförmigen Cönobien kommt Verzweigung oder „Scheinverzweigung“ vor. Letztere kommt dann zustande, wenn die Fäden reißen und die Teilstücke aneinander vorbeiwachsen (Abb. 32, Fig. 7 und Fig. 5).

Die Vermehrung erfolgt in ausgiebigster Weise durch Teilung; überdies kommen als Fortpflanzungs-, bzw. Vermehrungsorgane Hormogonien und Dauersporen vor. Unter Hormogonien versteht man relativ kurze Zellreihen, in welche fadenförmige Cönobien zerfallen, und die frei werden und zu neuen Cönobien heranwachsen können (Abb. 32, Fig. 9, *ho*). Dauersporen (Arthrosporen) entstehen aus vegetativen Zellen dadurch, daß dieselben sich mit einer resistenzfähigen Membran umgeben; häufig ist Vergrößerung und Abrundung der Zellen, Änderung des Inhaltes und der Farbe derselben damit verbunden (Abb. 32, Fig. 3 und 6, *sp*). Die Dauersporen vermögen Zeiten ungünstiger Vegetationsverhältnisse (Winterkälte, Sommerdürre) zu überdauern und werden später zu Ausgangspunkten für neue Cönobien. Bei vielen fadenbildenden Formen treten in Form, Farbe und Größe abweichende, meist teilungsunfähige Zellen, Grenzzellen oder Heterozysten (Abb. 32, Fig. 3, 5 und 6, *h*) auf, welche häufig Zerfall oder Scheinverzweigung des Fadens einleiten, doch auch gelegentlich sich teilen können, was für ihre Deutung als umgebildete Arthrosporen spricht⁶⁾; ähnliche Umbildungen vegetativer Zellen sind die „Konkavzellen“, „Nekriden“ und „Spaltkörper“.

³⁾ Vgl. Molisch H., Das Phycocyan, ein kristallisierbarer Eiweißkörper. Botan. Zeit., 1895, Heft 6. — In einigen Fällen wurde ein dem Phycocerythrin zum mindesten sehr nahe stehender Farbstoff nachgewiesen.

⁴⁾ Vgl. Klein G., Zur Chemie der Zellhaut der Cyanoph. Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 124. Bd., 1915.

⁵⁾ Vgl. Molisch H., Die sog. Gasvacuolen etc., Bot. Zeit., 1903.

⁶⁾ Vgl. Geitler L., Versuch ein. Lös. d. Heterozysten-Prob. Sitz. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 130. Bd., 1921.

Bei manchen fadenbildenden Formen zeigt sich eine kriechende oder gleitende Bewegung verbunden mit Rotationen um die Längsachse. Die Bewegung hängt mit Schleimabsonderung zusammen⁷⁾; Cilien fehlen.

Die Ernährung der Schizophyceen ist autotroph, doch werden auch organische Stoffe verarbeitet⁸⁾. In zirka 85 Gattungen allgemein verbreitet, besonders im süßen Wasser und an feuchten Stellen am Lande (Mauern, Erde etc.). Viele Formen finden sich an Orten, an denen ihnen organische Substanzen zur Verfügung stehen, nicht wenige Arten in Thermen (daselbst hohe Temperaturen ertragend, so *Calothrix calida* bis 62° C, *Aphanocapsa thermalis* bis 68° C, *Phormidium laminosum* bis 87° C). Mehrere Arten sind häufige Bestandteile des Planktons und erzeugen bei massenhaftem Vorkommen „Wasserblüten“, so *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Clathrocystis*-Arten etc. Manche Arten speichern an der Oberfläche der Cönobien oder zwischen den Zellen in großer Menge Kalk auf (so z. B. *Scytonema*, *Schizothrix*, *Rivularia*, *Gloeotheca*, *Aphanothece*-Arten u. a.), sie bilden Tuffe, Oolithe, Sinter, „Furcenstein“ etc. (vgl. Abb. 33). Zahlreiche Schizophyceen treten auch als Komponenten von Flechten auf.

1. Ordnung. *Chroococcales*.

Einzellige Formen; die durch Teilung entstandenen Zellen werden sofort frei oder werden durch Gallerthüllen zu losen unregelmäßigen Massen oder endlich zu bestimmt geformten Körpern zusammengehalten. Vermehrung und Fortpflanzung durch Teilung, seltener durch Dauersporen.

Viele Arten an feuchten Mauern, Felsen, Glashaufenstern etc., andere im Plankton häufig, so *Gloeocapsa*, *Aphanothece*, *Aphanocapsa*, *Chroococcus*-Arten (Abb. 32, Fig. 1 u. 2). — *Merismopedia* mit tafelförmigen Cönobien in stehenden Wässern.

2. Ordnung. *Chamaesiphonales*.

Einzellige und einzeln lebende Formen oder kurze fadenförmige Cönobien. Vermehrung durch sich abrundende Einzelindividuen, die durch Auflösen der gemeinsamen Hülle des Cönobiums frei werden. Dauersporen fehlen.

Chamaesiphon (Abb. 32, Fig. 4) *incrustans* häufig auf Fadenalgen im süßen Wasser. — *Hyella caespitosa* in Schnecken- und Muschelschalen im Meerwasser, *H. fontana* ebenso im Süßwasser.

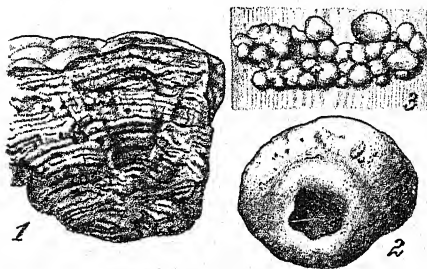


Abb. 33. Kalkspeichernde Schizophyceen. — Fig. 1. *Rivularia haematites*; ein Stück im Durchschnitte. — Fig. 2. Oolith von *Schizothrix lateritia*. — Fig. 3. *Inactis pulvinata*; einem Holzstücke aufsitzend. — Nat. Gr. — Original.

⁷⁾ Vgl. Harder R., Üb. d. Bew. d. Nostoc., Zeitschr. f. Bot., X. Bd., 1918.

⁸⁾ Vgl. Pringsheim E. G., Zur Phys. d. Schizophyc., Beitr. z. Biol. d. Pfl., 12. Bd., 1913.

3. Ordnung. *Gloeosiphonales*.

Fadenförmige Cönobien. Fortpflanzung durch Hormogonien und Dauersporen. Heterozysten häufig.

1. Familie. *Oscillatoriaceae*. Fäden unverzweigt. Keine Heterozysten. Die Fäden der meisten Formen zeigen kriechende Bewegung.

Microcoleus mit büschelweise in gemeinsamer Hülle vereinigten Fäden. *M. vaginatus* sehr verbreitet. — *Lyngbya* (Abb. 32, Fig. 9) mit deutlichen Scheiden und am Ende geraden Fäden; häufige Arten: *L. maiuscula* und *confervoides* marin, *L. aestuarii* brackisch und im süßen Wasser. — *Oscillatoria* (= *Oscillaria*) ohne oder mit sehr zarten Scheiden und am Ende gekrümmten Fäden; häufige Arten: *O. limosa*, *O. princeps*, *O. tenuis*; *O. rubescens* tritt manchmal im Plankton in solchen Mengen auf, daß ganze Teiche und Seen rot gefärbt erscheinen. — *Phormidium*, Fäden durch die miteinander verschmelzenden Scheiden verklebt; sehr häufig: *Ph. subfuscum*, *autumnale*. — *Spirulina* mit schraubig gekrümmten Fäden (Abb. 32, Fig. 8).

2. Familie. *Nostocaceae*. Fäden unverzweigt. Heterozysten.

Nostoc (Abb. 32, Fig. 3 u. 3a), Fäden durch mächtige Gallerthüllen zu kugeligen oder häutigen Massen vereinigt. *N. commune*, auf feuchter Erde sehr verbreitet, besonders nach Regen auffallend, häutig-runzelige Körper bildend; *N. sphaeroides*, *coeruleum* u. a. kugelig. Mehrere Arten leben endophytisch, so *N. entophytum* in Blättern und Stengeln von Wasserpflanzen, andere Arten an oder in Laub- und Lebermoosen, z. B. in *Anthoceros*, *Blasia* (*N. sphaericum*), in den Wurzeln von *Cycas* und *Gunnera* (*N. punctiforme*). — *Anabaena* und *Aphanizomenon* mit freien Fäden; *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae* oft massenhaft auf der Oberfläche von Teichen und Seen als „Wasserblüte“ auftretend; *Anabaena macrosperma* (Abb. 32, Fig. 6) sehr verbreitet, *Anab. Azollae* endophytisch in *Azolla*-Blättern.

3. Familie. *Scytonemataceae*. Fäden mit Scheinverzweigungen, ohne haarförmige Enden.

Plectonema (Abb. 32, Fig. 7) ohne Heterozysten. — *Scytonema* mit Heterozysten, Fäden aus einer Zellreihe gebildet, z. B. *S. figuratum* und *S. myochroum* häufig ausgedehnte schwärzliche Überzüge auf feuchten Felsen bildend.

4. Familie. *Stigonemataceae*. Fäden mit „echten“ Verzweigungen, ohne haarförmige Enden.

Stigonema, *Hapalosiphon*.

5. Familie. *Rivulariaceae*. Fäden mit Scheinverzweigungen, am Grunde häufig mit Heterozysten, am Ende haarförmig ausgezogen.

Calothrix mit freien Fäden; *C. parietina* häufig auf feuchten Mauern, Balken u. dgl., *C. thermalis* verbreitete Thermalalge. — *Rivularia* (Abb. 32, Fig. 5), Fäden fächerförmig gruppiert, zu soliden Gallertlagern verbunden, häufig kohlen-sauren Kalk in großer Menge speichernd, ohne Dauersporen. *R. haematites* und *R. rufescens* bilden im süßen Wasser ausgedehnte, zonenartig geschichtete, vollkommen verkalkte Massen (Abb. 33, Fig. 1), *R. atra* und *R. polyotis* sind häufige marine Arten. — *Gloeotrichia* ähnlich gebaut, aber mit Dauersporen, *G. pisum* und *natans* sehr häufig im Süßwasser.

Einige wenig bekannte, auf Süßwasserpflanzen epiphytisch lebende Formen, die von den Rivulariaceen durch an beiden Enden haarförmig verjüngte Fäden verschieden sind, bilden die (6.) Familie der *Camptotrichaceae*.

2. Klasse. Schizomycetes, Spaltpilze, Bakterien⁹⁾.

Stets einzellig; Zellen einzeln oder zu Cönobien verbunden; diese faden-, tafel- oder klumpenförmig, seltener fruchtkörperähnliche Bildungen von bestimmter Form darstellend (letzteres bei *Myxobacteria*). Alle Individuen eines Cönobiums sind gleich, nur bei den höchstentwickelten Formen ist eine Arbeitsteilung durch Differenzierung in basale und Fadenzellen angedeutet. Heterozysten fehlen. Die Zellen sind zum Teile die kleinsten bisher bekannten Pflanzenzellen (kleinste bisher bekannte Spaltpilze: *Micrococcus progrediens* mit einem Durchmesser von $0.15\ \mu$ und *Spirillum parvum* mit einer Dicke von 0.1 bis $0.3\ \mu$; noch kleiner ist der Erreger der Lungenseuche der Rinder¹⁰⁾); sie weisen eine deutliche, aber nicht aus Zellulose, sondern aus Pektinstoffen (Zellulose bei *Bacterium xylinum*¹¹⁾) bestehende Membran auf, deren Außenschichten oft stark verschleimen (Kapselbakterien) und dann eine Vereinigung zahlreicher Individuen zu schleimigen, häutigen oder klumpigen Massen (Zoogloea) herbeiführen oder fadenförmige Cönobien mit Scheiden umgeben können. Das Zellinnere weist keine Differenzierung in Kern und Cytoplasma auf. Die Nukleine scheinen gleichmäßig im Plasma verteilt zu sein; wir haben es hier mit einem noch

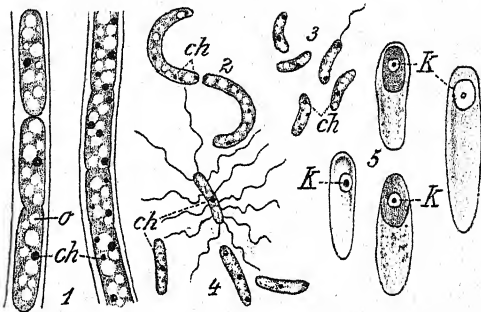


Abb. 34. Zellbau der Schizomyceten. — Fig. 1. *Cladothrix dichotoma*. — Fig. 2. *Spirillum undula*. — Fig. 3. *Spirillum comma*. — Fig. 4. *Bacillus typhi*. — Fig. 5. Sporenbildung v. *Bacterium Pasteurianum*. — In Fig. 1–4 bedeutet *ch*, „Chromatinkörner“, *o* Vakuolen; in Fig. 5 bezeichnet *k* die „Kerne“. — Stark vergr. — Fig. 1–4 nach Fischer, Fig. 5 nach Meyer.

⁹⁾ Zopf W., Die Spaltpilze, 3. Aufl., 1885. — Hueppe F., Die Formen der Bakterien, 1886; Die Methoden der Bakterien-Forschung, 5. Aufl., 1891; Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie, 1896. — De Bary A., Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., 1887. — Flüge, Die Mikroorganismen, 3. Aufl., 1896. — Fränkel, Grundriß der Bakterienkunde, 3. Aufl., 1890. — Baumgarten, Lehrbuch der pathol. Mykologie, 1890. — Eisenberg J., Bakteriologische Diagnostik, 3. Aufl., 1891. — Lustig, Diagnostik der Bakterien des Wassers, 2. Aufl., 1893. — Fränkel u. Pfeiffer, Mikrophotogr. Atl. d. Bakterienkunde, 1893. — Migula W. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. Teil, 1. Abt., 1896; System d. Bakterien, Jena 1899 u. 1900. — Fischer A., Vorlesungen über Bakterien, 1897; 2. Aufl., 1903. — Kolle u. Wassermann, Handb. d. pathog. Mikroorg., 1903 bis 1906. — Lehmann u. Neumann, Bakteriolog. Diagnostik, 5. Aufl., 1912. — Miesche H., Die Bakterien und ihre Bedeutung im prakt. Leben, 1907. — Lafar F., Techn. Mykologie, 2. Aufl., 1903. — Nadson G., Die Mikroorganismen als geol. Faktoren. Russisch. 1903. — Günther, Einf. i. d. Stud. d. Bakteriolog., 6. Aufl., 1906. — Schmidt u. Weis, Die Bakterien, Jena 1902. — Benecke W., Bau und Leben der Bakterien, 1912. — Buchanan R. E., Stud. in the classific. and nomencl. of the bact. Journ. bact., 1918.

¹⁰⁾ Vgl. Molisch H., Über Ultramikroorganismen. Bot. Zeitg., 1908, Heft 7.

¹¹⁾ Vgl. Wettstein F., in Sitz. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 130. Bd., 1921.

nicht differenzierten Plasma zu tun (Archiplast). Bei Anwendung verschiedener Fixierungs- und Tinktionsmethoden gelingt es, eine dichtere Wandpartie des Plasmas und eine vakuolenreiche Zentralpartie nachzuweisen (Abb. 34), ferner relativ stark tingierbare Körperchen, die als „Chromatinkörner“ bezeichnet werden. Nur bei der Sporenbildung treten Differenzierungen der Zellen auf, die an Kernbildungen erinnern (Abb. 34, Fig. 5)¹²⁾. Bei den höchstentwickelten Formen (*Beggiatoa*) kommt ein Zentralkörper wie bei den Schizophyceen vor. Der Zellinhalt ist zumeist farblos, seltener erscheint er grünlich oder rosenrot; letzteres bei den Purpurbakterien, welche Bakteriochlorin und Bakteriopurpurin enthalten. Wenn die Kolonien von Spaltpilzen Farben aufweisen, so sind die Farbstoffe Ausscheidungsprodukte. Manchmal finden sich im Inhalte der Zellen stark lichtbrechende Schwefelkörnchen, in anderen Fällen „Schwebekörperchen“.

Die Vermehrung und Fortpflanzung erfolgt in der Regel durch Teilung, welche unter günstigen Vegetationsbedingungen ungemein rasch vor sich geht. Viele Arten bilden, besonders bei Eintritt ungünstiger Vegetationsbedingungen, endogene Sporen, die vielfach den Charakter von Dauersporen besitzen, d. h. sehr resistenzfähig sind. Zumeist entsteht

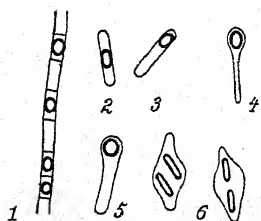


Abb. 35. Sporenbildung der Schizomyceten. — Fig. 1. *Bacillus subtilis*, fadenbildend, mit Sporen; Fig. 2 u. 3. Einzelne Zellen mit Sporen. — Fig. 4. *B. tetani* sporenbildend. — Fig. 5. *Spirillum* sp., sporenbildend. — Fig. 6. *Bacillus inflatus*, sporenbildend. — Fig. 1—5 zirka 1000fach, Fig. 6 2000fach vergr.
— Fig. 1, 4 u. 6 nach Migula, Fig. 2 u. 3 nach Zopf.

in jeder Zelle nur eine Spore, seltener zwei (Abb. 35, Fig. 1—6). Die Ausbildung der Endosporen, welche von einer kräftigen, stark lichtbrechenden Membran umgeben sind, erfolgt im Innern unveränderter oder blasig aufgetriebener, also veränderter Zellen. Bei den Chlamydobacteriaceen findet überdies eine Verbreitung regelmäßig durch aus der Scheide austretende Einzelzellen statt. Außerdem ist die Bildung von Arthrosporen durch Umwandlung ganzer vegetativer Zellen in Dauersporen beobachtet worden. Ablösung einzelner Teile der Cönobien in Gestalt regelmäßig geformter Zysten bei *Myxobacteria*. Viele Spaltpilze zeigen Beweglichkeit; das Bewegungsvermögen beruht auf der Gegenwart von Geißeln, welche überaus feine, von der Membran ausgehende Fäden von protoplasmatischer Substanz darstellen und in wechselnder Zahl und Anordnung sich finden (Abb. 36, Fig. 1—6) (eine Geißel: monotrich; polare Geißelbüschel: lophotrich; all-

¹²⁾ Über den Bau der Bakterienzelle speziell vgl. Fischer A., Unters. üb. d. Bau der Cyanophyc. u. Bakt., 1897. — Vejdovsky F., Über d. Kern d. Bakt. u. seine Teilung. Zentralbl. f. Bakt., 2. Abt., IX., 1904. — Ružicka V., Weitere Unters. üb. d. Bau u. die biol. Nat. d. Bakt. Arch. f. Hygiene, 51., 1904. — Meyer A., Der Zellkern der Bakterien. Flora, XCVIII. Bd., 1908; Die Zelle der Bakterien, 1912. — Guilliermond A., Contrib. à l'étude cytol. d. Bact. endospor. Arch. f. Protok., XII. Bd., 1908.

seitige Begeißelung: peritrich). *Beggiatoa* erinnert in der Bewegung an *Oscillatoriaceae*. Viele geißellose Schizomyceten zeigen die tanzende Bewegung aller kleinsten in Flüssigkeiten suspendierten Teilchen (Brownsche Molekularbewegung).

Bei vielen Spaltpilzen kommt es unter ungünstigen Lebensbedingungen zur Ausbildung sogenannter Involutionsformen. Dieselben zeigen oft von der normalen ganz abweichende Gestalt und sind nicht weiter lebensfähig. Seit Entdeckung der Mycobakterien ist es fraglich, ob nicht manche als „Involutionsformen“ bezeichnete Typen zu diesen gehören.

Die Schizomyceten ernähren sich in der Regel von organischen Kohlenstoffverbindungen, sind also heterotroph; sie entnehmen dieselben ent-

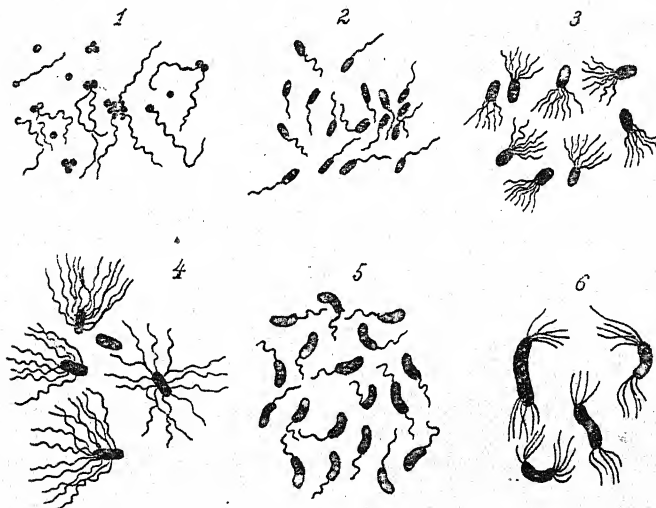


Abb. 36. Schizomyceten mit Geißeln. — Fig. 1. *Planococcus citreus*. — Fig. 2. *Pseudomonas pyocyanea*. — Fig. 3. *P. synchyanea*. — Fig. 4. *Bacillus typhi*. — Fig. 5. *Spirillum comma*. — Fig. 6. *Sp. rubrum*. — Fig. 1–6 bei 1000facher Vergr. nach mit der Löfflerschen Methode behandelten Deckglaspräparaten. — Nach Migula.

weder dem lebenden Organismus (Parasiten) oder den Zerfall- und Ausscheidungsprodukten desselben (Saprophyten). Im lebenden Organismus erzeugen viele der ersteren Erkrankungen (pathogene Schizomyceten); im lebenden Organismus und außerhalb desselben veranlassen viele Spaltpilze chemische Umsetzungen, die als Fäulnis, Gärung etc. erscheinen (zymogen). Dieselben können mit der Ausscheidung auffallender Farbstoffe verbunden sein (chromogen). Die Wirkungen der Spaltpilze auf das Substrat beruhen vielfach auf dem Auftreten von Stoffwechselprodukten (Enzyme bei zymogenen — Toxine bei pathogenen Sp.); bei pathogenen Arten kommt in zweiter Linie noch der Entzug der organischen Substanzen, die Produktion fäulnisserregender Stoffe und endlich mechanische Einwirkung durch Verstopfung von Kapillaren u. dgl. in Betracht.

Viele Spaltpilze sind ausschließlich Parasiten oder Saprophyten: obligate Parasiten, beziehungsweise obligate Saprophyten; andere sind Saprophyten, treten aber gelegentlich parasitär auf: fakultative Parasiten; wieder andere verhalten sich umgekehrt: fakultative Saprophyten.

Eine biologisch sehr bemerkenswerte Gruppe der heterotrophen Spaltpilze sind die Purpurbakterien¹³⁾, welche mit Hilfe eines charakteristischen Farbstoffes, des Bakteriopurpurins, organische Substanz im Lichte assimilieren.

Es gibt aber auch autotrophe Schizomyceten, deren Ernährung insofern von besonderem Interesse ist, als hier autotrophe Ernährungsweisen sich finden, wie solche sonst im Pflanzenreiche nicht vorkommen, da sie unabhängig vom Lichte verlaufen. Hierher gehören die Salpeter- oder nitrifizierenden Bakterien, welche das Ammoniak des Bodens zu Nitraten oxydieren, die Schwefel-Bakterien, welche in schwefelwasserstoffreichen Gewässern vorkommen, ferner Spaltpilze, welche Wasserstoff zu oxydieren vermögen, u. a.

Zu den wichtigsten durch Spaltpilze veranlaßten Vorgängen gehört die Bereicherung des Bodens oder Wassers mit Stickstoffverbindungen, die dort den assimilierenden Pflanzen als Nahrungsmittel zur Verfügung stehen. Diese Bereicherung erfolgt einerseits durch stickstoffbindende Spaltpilze, z. B. durch das *Bacterium Pasteurianum* (= *Clostridium Pasteurianum*) und den in den Wurzelknöllchen der Leguminosen vorkommenden *Bacillus radicicola* (vgl. S. 90), anderseits durch die Salpeterbakterien, welche durch Oxydation von Ammoniak salpetrige Säure, weiterhin Salpetersäure und Salpeter bilden (Nitrifikation des Bodens). Sie leben im Wasser¹⁴⁾ oder im Boden (z. B. *Pseudomonas europaea* u. a.).

Wachstum und Vermehrung hängen, abgesehen von der Gegenwart der Nährstoffe und von dem Fehlen schädlicher Stoffe, insbesondere von Wärme, genügender Feuchtigkeit und Sauerstoffzutritt ab. Im allgemeinen spielen sich Wachstum und Vermehrung innerhalb der Temperaturen von 0° bis zirka 50° C ab. Doch gibt es Arten, die bei weitaus höheren Temperaturen (in Thermen, bei Gärungsprozessen) vegetieren. Jede Art zeigt bei einer gewissen Temperatur (dem Optimum) intensivste Teilung; bei Überschreiten des Maximums, bzw. Minimums an Wärme tritt Wärmestarre, bzw. Kältestarre ein. Erst bedeutendere Erwärmung (in der Regel 50—70°) oder Abkühlung (z. B. Milzbrandbakterien bis auf etwa —25°) tötet Spaltpilze. Wärme-Optimum, -Maximum und -Minimum sind bei verschiedenen Arten sehr verschieden und stehen mit den sonstigen Lebensverhältnissen der betreffenden Art in innigstem Zusammenhange, was aus folgenden Beispielen hervorgehen dürfte:

¹³⁾ Vgl. Molisch H., Die Purpurbakterien nach neuen Unters., 1907. — Buder J., Zur Biologie des Bakteriopurpurins u. d. Purpurbakterien. Jahrb. f. wissensch. Bot., 58. Bd., 1919.

¹⁴⁾ Vgl. Kantner J., Üb. d. Vork. u. d. Verbr. stickstoffbind. Bakt. im Meere. Wissensch. Meeresunt., Abt. Kiel, N. F., VIII., 1904.

Art		Temperatur		
		Minimum	Optimum	Maximum
		Grad Celsius		
<i>Bacterium anthracis</i>	Parasiten in { Warmblütern {	14	37	45
<i>Bact. tuberculosis</i>		30	38	42
<i>Bacillus subtilis</i> , Fäulniserreger auf der ganzen Erde		6	30	50
<i>Bacterium phosphoreum</i> , in Mitteleuropa verbreitetes Leuchtbakterium.		0	16—18	28
<i>Bacillus calfactor</i> , Mit-Erreger der „Selbsterhitzung“ des Heues		30	60	70

Die Sporen vertragen bedeutendere Temperaturextreme (Milzbrandsporen sterben trocken bei + 140° C, feucht bei etwa 100° C; sie vermögen Temperaturen von — 130° C zu ertragen).

Ein höherer Grad von Feuchtigkeit ist für das Gedeihen aller Spaltpilze nötig; manche sind gegen das Austrocknen sehr empfindlich, andere vertragen zeitweises Austrocknen sehr gut und werden gerade im lufttrockenen Zustande (mit dem Staube der Luft) ausgiebig verbreitet. Sporen sind auch in dieser Hinsicht oft besonders resistenzfähig. — Nach dem Sauerstoffbedürfnisse unterscheidet man Aërobionten, die den Zutritt des Sauerstoffes unbedingt brauchen und Anaërobionten, die auch ohne diesen gedeihen. Es gibt auch Arten, die sowohl bei Sauerstoffzutritt als auch ohne diesen sich entwickeln: fakultative Anaërobionten. — Viele Spaltpilze sind gegen freie Säuren und andere Gifte sehr empfindlich.

Die Abhängigkeit der Spaltpilze von Wärme, Feuchtigkeit, Sauerstoff und von der Gegenwart, bzw. dem Fehlen gewisser hemmender Stoffe gibt die Mittel zur Abhaltung, bzw. Tötung derselben an die Hand: Desinfektion, Sterilisation, Antisepsis. Wichtigste Mittel: Glühen oder Kochen, Luftabschluß, Anwendung von Giften (Karboll, Lysol, schweflige Säure, Sublimat, Jodoform, Formalin etc.). Ungenügende Desinfektion kann schaden, da sie die Vegetationsbedingungen bloß verschlechtert und dadurch die Bildung resistenzfähiger Sporen veranlaßt.

Die morphologische Ähnlichkeit vieler Spaltpilze in Verbindung mit ihrer Kleinheit macht die Anwendung besonderer Methoden zur Erkennung nötig. Es sind dies dieselben Methoden¹⁵⁾, welche bei der Untersuchung der Bakterien überhaupt eine Rolle spielen: Tinktionen und Reinkulturen.

Die Tinktionen erfolgen mittels Anilinfarben (besonders Fuchsin, Methylenblau, Gentianaviolett, Bismarckbraun etc.). Zum Nachweise der Geißeln bedient man sich verschiedener Beizen. Verschiedene Arten verhalten sich verschiedenen Tinktionsmitteln gegenüber manchmal verschieden: spezifische Tinktionen.

¹⁵⁾ Über bakteriologische Methodik vgl. außer den S. 81 zitierten Arbeiten: Abbot, Principles of Bacteriology, 1894. — Meyer A., Praktikum der bot. Bakterienkunde, 1903. — Küster E., Anleitung z. Kultur der Mikroorganismen, 1907. — Richter O., Die Bedeutung der Reinkultur, 1907. — Kiskalt K. u. Hartmann M., Praktikum der Bakteriologie u. Protozoologie, 1907.

Die Reinkultur besteht in der Übertragung von Spaltpilzen („Keime“) auf künstlich hergerichtete Nährböden und Kultur in der unter günstigen Vegetationsbedingungen bei Ausschluß von Verunreinigungen. Als Nährböden verwendet man zumeist Gelatinen (Peptongelatine oder Agar) mit Zusätzen gelöster Nährstoffe, Blutserum u. dgl., ferner Kartoffel- und Rübenscheiben, Hühnereiweiß etc. Gelatinen werden entweder auf Platten oder flachen Schalen (Petrischalen) ausgegossen und nach dem Erstarren an der Ober-

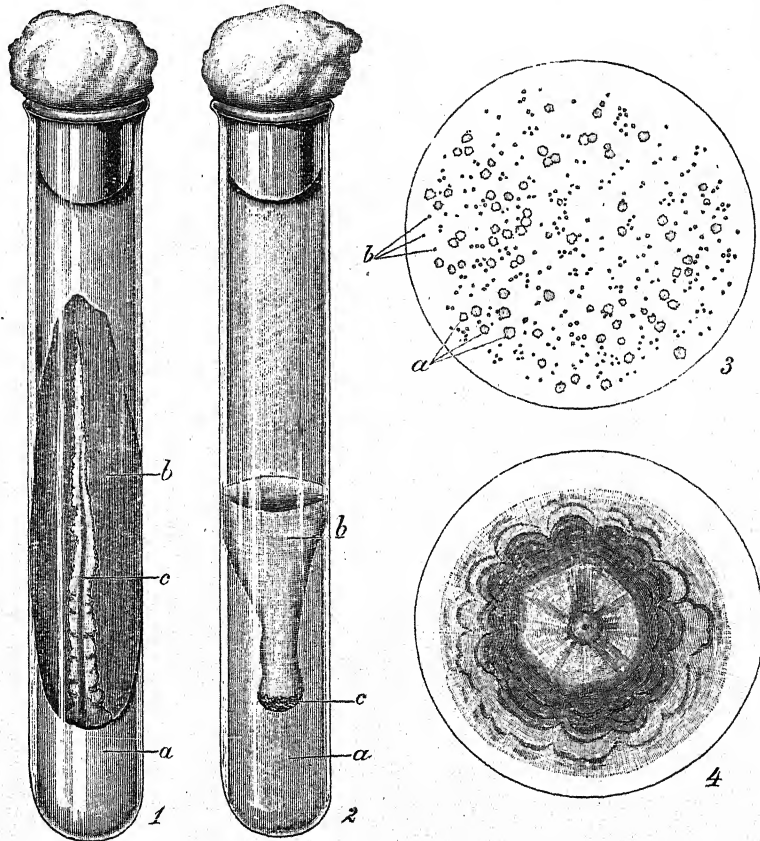


Abb. 37. Reinkulturen von Schizomyceten. — Fig. 1. Strichkultur von *Streptococcus pyogenes* auf Nährgelatine, 20 Tage alt, *a* kompakter Gelatinekörper, *b* Oberfläche desselben, *c* Bakterienmasse. — Fig. 2. Stichkultur einer *Bacterium*-Art in Nährgelatine, 20 Tage alt, *a* kompakter Gelatinekörper, *b* durch die Bakterien verflüssigter Teil der Gelatine, *c* Bakterienmasse. — Fig. 3. Eine 4 Tage alte Gelatineplattenkultur von *Streptococcus pyogenes* (*b*) und *Bacillus typhi* (*a*). — Fig. 4. Eine 6 Wochen alte Gelatineplattenkultur von *Bacterium anthracis*; die Bakterienmasse hat sich von der Infektionsstelle im Zentrum radial nach allen Seiten ausgebreitet. — Nat. Gr. — Original.

fläche mit Spaltpilzen geimpft (Plattenkulturen, Abb. 37, Fig. 3 u. 4) oder in Eproutetten oder ähnliche Glasgefäße eingefüllt. Ist die Gelatine bei senkrechter Stellung der Eproutette erstarrt, so bringt man kleine Mengen der zu kultivierenden Art durch einen Stich in das Innere der Gelatine (Stichkultur, Abb. 37, Fig. 2); wenn die Gelatine bei schiefer Stellung der Eproutette mit langgezogener Oberfläche erstarrt ist, so streift man die Bakterien oberflächlich ab (Strichkultur, Abb. 37, Fig. 1). Alle bei der Kultur ver-

wendeten Gläser, Nadeln etc., müssen vorher sorgfältig sterilisiert werden. Das Aussehen herangewachsener Kulturen ist je nach der Spezies oft wesentlich verschieden (Merkmale: Form und Umriß der Spaltpilzmassen, Farbe, Fluoreszenzerscheinungen, Verflüssigung oder Nichtverflüssigung der Gelatine, Auftreten von Gasblasen in derselben, Raschheit des Wachstums etc.).

Bei pathogenen Arten bildet das Tierexperiment ein wichtiges diagnostisches Hilfsmittel.

Auffallende Lebensäußerungen mancher Spaltpilze sind Temperaturerhöhung¹⁶⁾ und Leuchten¹⁷⁾. Die „Selbsterhitzung“ in Heu-, Misthaufen u. dgl. wird durch *Bacillus coli* eingeleitet und bis zirka 40° C gebracht; dann setzt ein eigentümlicher Spaltpilz, *Bac. calfactor* ein, der die Er-

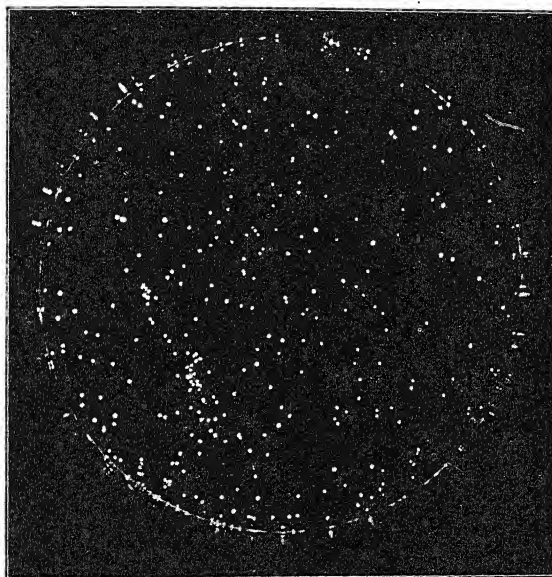


Abb. 38. Photographie einer Plattenkultur mit leuchtenden Kolonien von *Bacterium phosphoreum*. — Nat. Gr. — Nach Molisch.

wärmung bis zirka 70° C steigert. Leuchtende Spaltpilze finden sich besonders im Meere (zum Teile Ursache des Meerleuchtens), dann aber auch in Süßwasser, auf Fleisch, Kartoffeln etc. (auf letztgenannten Substraten besonders *Bacterium phosphoreum*, Abb. 38).

Die Zahl der Spaltpilzarten ist schwer anzugeben, da fortwährend neue beschrieben werden und da ein großer Teil der beschriebenen unvollkommen bekannt ist; es beträgt die Zahl der bisher beschriebenen schon weit über 1000. Die Verbreitung vieler Arten ist eine sehr große, doch ist die Abhängigkeit mancher von geographischen Faktoren unverkennbar.

¹⁶⁾ Miehle H., Die Selbsterhitzung des Heus, 1907.

¹⁷⁾ Molisch H., Leuchtende Pflanzen. 2. Aufl., 1912. — Coulon A. de, Étude d. l. luminesc. d. *Pseudomonas luminescens*, Diss. 1918.

Es ist zur Zeit noch nicht möglich, ein befriedigendes System der Schizomyceten aufzustellen, da unsere Kenntnisse über dieselben von Tag zu Tag noch wesentliche Erweiterungen erfahren¹⁸⁾. Nach physiologischen Gesichtspunkten werden häufig Gruppen von Spaltpilzen unterschieden, solche sind z. B. die *Thiobacteria* oder Schwefelbakterien, die *Rhodobacteria* oder Purpurbakterien, die Eisenbakterien u. a. Für bestimmte wissenschaftliche Zwecke ist die Unterscheidung solcher biologischer Gruppen sehr zweckmäßig, doch ist es nicht möglich, das ganze System der Schizomyceten darauf zu begründen. Mit den zahlreichen Modifikationen des Schizomyceten-Systems hängt die schwankende Nomenklatur der Spaltpilze zusammen. Mit Betonung des provisorischen und künstlichen Charakters sei im folgenden

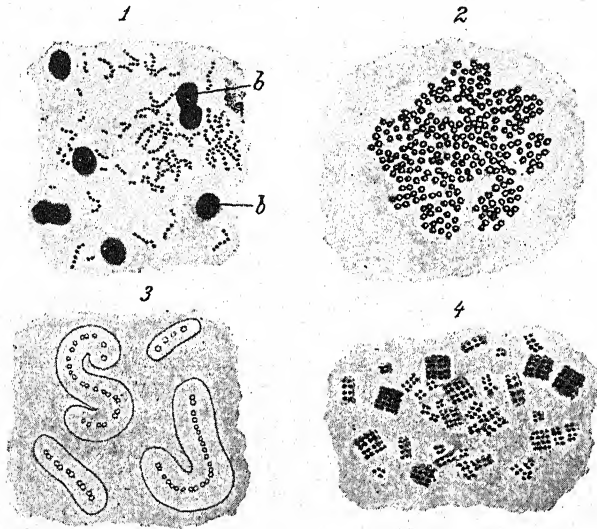


Abb. 39. Coccaceae. — Fig. 1. *Streptococcus pyogenes* im Blute, b Blutkörperchen. — Fig. 2. *Micrococcus* sp. — Fig. 3. *Streptococcus mesenteroides*. — Fig. 4. *Sarcina lutea*. — Fig. 1, 2 u. 4 nach gefärbten Deckglaspräparaten bei 1000facher Verg., Fig. 3 520fach vergr. — Fig. 1, 2, 4 nach Fränkel und Pfeiffer, Fig. 3 nach Van Tieghem.

das von Migula ausgearbeitete System wiedergegeben mit einigen durch neue Entdeckungen bedingten Modifikationen.

1. Ordnung. **Eubacteria**. Einzelzelle kugel- oder stäbchenförmig. Einzeln lebend oder in platten-, ballen- oder fadenförmigen Cönobien; wenn in Schleimhüllen eingeschlossen, diese nicht von bestimmter Form; wenn in fadenförmigen Cönobien, diese nicht fest. Sporenbildung und Begeißelung häufig.

¹⁸⁾ Ein wesentliches Hindernis für die Entwicklung der Systematik der Spaltpilze liegt darin, daß das Studium derselben heute vielfach von Nichtbotanikern betrieben wird, welche sich häufig weder an die systematischen Anschauungen, noch an die Nomenklatur der Botaniker halten.

1. Familie. **Coccaceae**. Einzelzellen kugelförmig. Teilung nach 1, 2 oder 3 Richtungen des Raumes erfolgend.

Streptococcus. Teilungen immer nach einer Richtung erfolgend, Cönobien daher kettenförmig, keine Geißeln. — Pathogen: *S. erysipelatos*, Ursache des Erysipel (Rose, Rotlauf); kaum davon verschieden *S. pyogenes* (Abb. 39, Fig. 1) ein häufiger Eitererreger. Nicht pathogen: *S. mesenterioides* (*Leuconostoc m.*) ruft in Melasse die Dextrangärung hervor und bildet mächtige Schleimklumpen; Kalamität für Zuckerfabriken (Abb. 39, Fig. 3).

Micrococcus. Teilung nach zwei Richtungen erfolgend, Cönobien tafelförmig, keine Geißeln (Abb. 39, Fig. 2). — Pathogen: *M. pyogenes aureus* (= *Staphylococcus p. a.*) Der häufigste Eitererreger, Ursache der Eiterbildung in Wunden. — *M. gonorrhoeae* (= *Gonococcus g.*) Ursache der Gonorrhoe. — *M. tetragenus*, Ursache von Eiterungen im Kiefer (Zahngeschwüre). — Nicht pathogen: *M. aurantiacus*, *luteus*, *cinnabareus*; alle drei produzieren Farbstoffe.

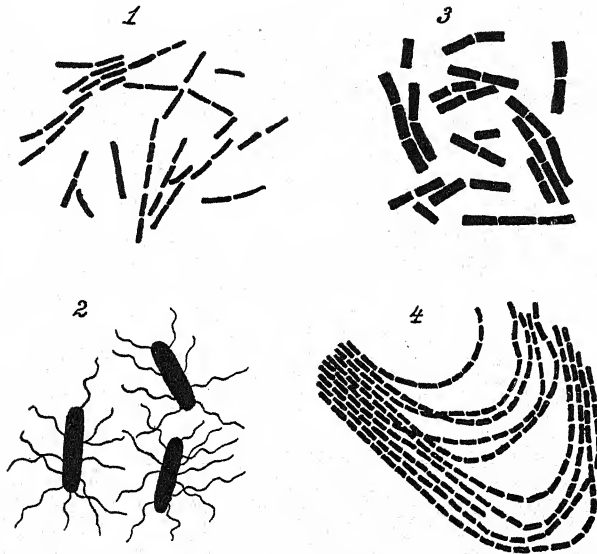


Abb. 40. **Bacteriaceae**. — Fig. 1 u. 2. *Bacillus subtilis*. — Fig. 3 u. 4. *Bacterium anthracis*. — Fig. 1, 3, 4 1000fach, Fig. 2 noch stärker vergr. — Alle Fig. stellen gefärbte Deckglaspräparate dar. — Fig. 1, 3, 4 nach Fränkel und Pfeiffer, Fig. 2 nach Migula.

Sarcina. (Abb. 39, Fig. 4.) Teilung nach drei Richtungen erfolgend, Cönobien ballenförmig, keine Geißeln. — *S. ventriculi* häufig im Magen des Menschen, aber wahrscheinlich nicht pathogen. — *S. aurantiaca*, *flava*, *lutea* sind chromogen. — *S. rosea* mit rötlichem Zellinhalt in Sümpfen, oft deren Boden rosenrot färbend.

Planococcus. Teilung und Cönobienform wie bei *Micrococcus*, Geißeln. — *P. citreus* produziert gelben Farbstoff (Abb. 39, Fig. 1).

Planosarcina. Teilung und Cönobienform wie bei *Sarcina*, Geißeln.

2. Familie. **Bacteriaceae**. Einzelzellen zylindrisch, gerade, ohne Scheide. Teilung nach einer Richtung des Raumes.

Bacterium. Ohne Geißeln. — Pathogen: *B. anthracis* ruft bei Tier und Mensch Milzbrand hervor; der erste Spaltpilz, der als Ursache einer Erkrankung nachgewiesen wurde (Abb. 40, Fig. 3 u. 4). — *B. mallei*, Erreger der Rotzkrankheit beim Pferde und gelegentlich beim Menschen. — *B. pneumoniae* (= *Diplococcus pn.*). Erreger von Lungenentzündungen, doch auch bei anderen schweren inneren Entzündungen vorkommend. — *B. tuberculosis*.

Erreger der Tuberkulose bei Mensch und Tier. Ausgezeichnet durch sein tinktorielles Verhalten. Mit Karbolfuchsin gefärbt, bleibt er bei nachheriger Auswaschung mit verdünnter Salpetersäure (1:5) gefärbt, während andere Bakterien, sowie umgebende Gewebestücke sich entfärben. — *B. leprae* verursacht Lepra (Aussatz). — *B. influenzae*, Erreger der Influenza, gehört zu den kleinsten Bakterien. — *B. diphtheritidis*, Erreger der Diphtheritis und diphtheritischer Erkrankungen. — *B. pestis*, Erreger der Beulenpest (Abb. 41). — *B. tumefaciens*, Tumoren auf verschiedenen Pflanzen erzeugend, ist auch pathogen in Tieren und Mensch.¹⁹⁾ — Nicht pathogen: *B. aceticum* verursacht in alkoholhaltigen Flüssigkeiten Essig-gärung, Hauptbestandteil der „Essigmutter“. — *B. acidi lactici* veranlaßt in zuckerhaltigen Flüssigkeiten „Milchsäuregärung“; Ursache der sauren Milch. — *B. ureae* bedingt Zersetzung des Harnstoffes unter Bildung von kohlen-saurem Ammoniak. — *B. phosphoreum*, eine der verbreitetsten Leucht-bakterien, im Süßwasser, auf Fleisch u. dgl. (Abb. 38). — *B. Pasteurianum*, vgl. S. 84.

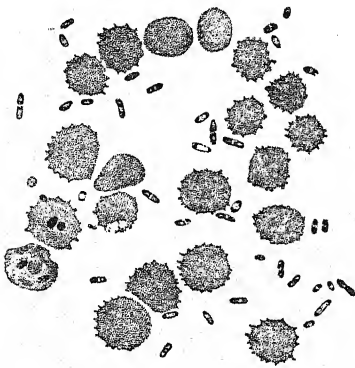


Abb. 41. — *Bacterium pestis* zwischen Blutkörperchen. Nach einem gefärbten Präparate, 800fach vergr. — Nach Albrecht u. Ghon.

Bacillus. Geißeln über die ganze Zelle zerstreut. — Pathogen: *B. tetani*, Erreger des Starrkrampfes, findet sich außerhalb des menschlichen Körpers in verunreinigter Erde, altem Mauerwerk etc., woher häufig die Infektion erfolgt. — *B. typhi* (Abb. 36, Fig. 4), Ursache des Bauchtyphus. — *B. carbonis*, Ursache des Rauschbrandes der Tiere.

— *B. suicida*, Ursache der Schweineseuche. — *B. Betae*, Erreger der Schleimbakteriose der Runkelrübe, *B. phytophthorus*, der Stengelbakteriose der Kartoffel, *B. Solanacearum*, der Ringbakteriose der Kartoffel und Tomate. — Nicht pathogen: *B. subtilis* (Abb. 40, Fig. 1 u. 2),

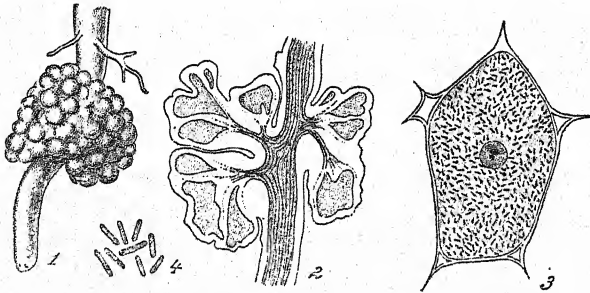


Abb. 42. *Bacillus radicola*. — Fig. 1. Wurzel einer Lupine mit Wurzelknöllchen; schwach vergr. — Fig. 2. Durchschnitt durch ein Wurzelknöllchen; stärker vergr. — Fig. 3. Eine Zelle des Knöllchens, erfüllt mit Bakterien; 600fach vergr. — Fig. 4. Bakterien; 1500fach vergr. — Nach Woronin und Fischer.

der Heubazillus, in feuchtem Heu, dessen Fäulnis bewirkend. — *B. coli*, im menschlichen und tierischen Darminhalt, auch in faulenden Pflanzenteilen; wichtig für die Trinkwasserbeurteilung, da dessen Nachweis immer als Beleg für bedenkliche Verunreinigung des Wassers angesehen werden kann. — *B. butyricus*, verursacht in der Milch Buttersäuregärung und Gerinnung des Kaseins. — *B. radicola* (= *Rhizobium leguminosarum*), in den Wurzeln von

¹⁹⁾ Vgl. Friedemann U. u. Magnus W., Das Vork. von Pflanzentumoren erzeugenden Bakt. in krank. Menschen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIII. Bd., 1915.

Leguminosen, daselbst „Wurzelknöllchen“ erzeugend²⁰⁾. Reziproker Parasitismus: Der Spaltpilz entnimmt der Leguminöse Kohlehydrate, die letztere dem ersteren Stickstoffverbindungen (Abb. 42). — *B. amylobacter* (= *Clostridium butyricum*), erregt Buttersäuregärung in kohlehydratreichen Stoffen, löst Kasein und Zellulose. — *B. azotobacter*, verbreiteter Bodenorganismus, assimiliert den freien Stickstoff der Bodenluft. — *B. prodigiosus* (= *Micrococcus prodigiosus*), tritt auf mehreihen Substraten (Brot, Kartoffel, Mehl etc.) auf und bewirkt intensive Rotfärbung derselben („blutende Hostien“, „blutiges Mehl“). — *B. calfactor*, in faulendem Heu, dessen bedeutende Erwärmung bewirkend. — *B. pectinovorus*, bewirkt Mazeration der Leinstengel; wichtig für die Flachsbereitung. — *B. acidificans*, wird der zur Hefezüchtung verwendeten Maische zugesetzt. — *B. putrificus*, verbreiteter Fäulniserreger in Leichen. — Mehrere meerbewohnende *B.*-Arten leuchten.

Pseudomonas, Geißeln polar. — *P. pyocyanea*, Ursache des blauen Eiters (Abb. 36, Fig. 2). — *P. putida*, sehr häufig in Wässern, produziert einen grün fluoreszierenden Farbstoff. — *P. synchyanea*, produziert in Milch einen blauen Farbstoff („blaue Milch“) (Abb. 36, Fig. 3). — *P. europaea*, bewirkt Nitrifikation des Bodens, d. h. Umwandlung des aus den organischen Abfallstoffen stammenden Ammoniak in salpetrigsaure Verbindungen. — *P. campestris*, Erreger der Braunfäule der Kohlgewächse. — *P. Hyacinthi*, Erreger des „gelben Rotzes“ der Hyazinthenzwiebeln.

Astasia, Geißelbüschel seitlich.

3. Familie. **Spirillaceae**. Einzelzelle zylindrisch, gekrümmt, ohne Scheide. Teilung nur nach einer Richtung des Raumes.

Spirillum. Zellen mit polaren Einzelgeißeln oder Geißelbüscheln. — Pathogen: *Sp. comma* (Abb. 43, Fig. 2 und Abb. 36, Fig. 5), Erreger der Cholera asiatica; in Kulturen oft in langen, schraubig gewundenen Fäden. — *Sp. Finkleri*, als Erreger der Cholera nostras angesehen, aber vielleicht nicht pathogen. — Nicht pathogen: Mehrere im Wasser vorkommende Arten sehen dem *Sp. comma* sehr ähnlich und können zu Irrtümern Anlaß geben, so *Sp. danubicum* in der Donau, *Sp. berlinense* im Berliner Leitungswasser. — *Sp. undula*, in faulenden Wässern sehr häufig. — *Sp. rufum*, blutrote Schleimmassen zwischen faulenden Algen bildend.²¹⁾

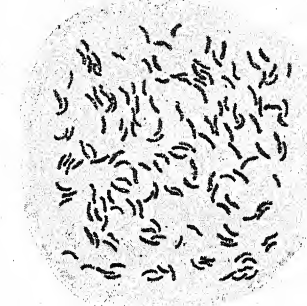


Abb. 43. *Spirillaceae*. *Spirillum comma*. — Nach gefärbten Deckglaspräparaten bei 1000facher Vergr. — Nach Fränkel und Pfeiffer.

²⁰⁾ Vgl. über diesen bezüglich seines morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhaltens und seiner Bedeutung für die Nährpflanze noch nicht ganz aufgeklärten Organismus u. a. Brunchorst in Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch., 1885. — Beyerinck M. W. in Bot. Ztg., 1888. — Frank, Über die Pilzsymbiose der Leguminosen, 1890. — Süchting H., Kritische Stud. üb. d. Knöllchenbakt. Landw. Jahrb., XXXV., 1906. — Hiltner L. in Lafar, Handb. d. techn. Mykol. — Über ähnliche Vorkommnisse in Blättern vgl. Zimmermann A., Üb. Bakterienknot. in d. Bl. einig. Rubiaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., 36., 1902. — Faber F. C., Das erbl. Zusammenleb. v. Bact. u. trop. Pfl. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912. — Mische H., Weitere Unters. üb. d. Bakt.-Symb. bei *Ardisia*, a. a. O., 1913 u. in Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIV. Bd., 1916.

²¹⁾ Die lange Zeit zu den *Spirillaceae* gestellte Gattung *Spirochaeta* mit flexilen Zellen (pathogen: *Sp. Obermeieri*, Erreger des Rückfallfiebers, *S. pallida*, Erreger der Syphilis; nicht pathogen: *S. plicatilis* im faulenden Wasser, *S. dentium* im Munde des Menschen), wird jetzt vielfach nicht zu den Schiccomyceten, sondern zu den flagellatenartigen Protozoen gestellt.

Vgl. Danilewsky, Parasitolog. comp. du sang, 1899. — Schaudinn F., Gener.-

2. Ordnung. *Mycobacteria*²²⁾. Stäbchenförmig oder fadenförmig, einfach oder verzweigt, schließlich in kurze Glieder zerfallend. Keine Endosporen und keine Begeißelung (ob immer?).

Hierher die als *Actinomyces* (Abb. 44) beschriebenen Organismen, unter denen manche krankheitserregende Parasiten sind, so *A. bovis*, *A. hominis* u. a. — *A.*-Arten verursachen „Schorf“-Krankheiten der Kartoffeln und Rüben.

Weitere Untersuchungen dürften erweisen, daß manche üblicherweise zu den Eubakterien gestellte Formen hierher gehören. So wird dies heute schon für *Bact. tuberculosis* und *B. diptheritidis* vielfach mit Sicherheit angenommen. In die Gattung *A.* gehört auch ein Organismus, welcher an den Wurzeln der Erle (*Alnus*) Knöllchen oder korallenartige Bildungen erzeugt (*A. Alni*) (= *Schinzia Alni*); gleiches dürfte für die Erreger der Wurzelknöllchen von *Myrica* und *Elaeagnus* gelten.

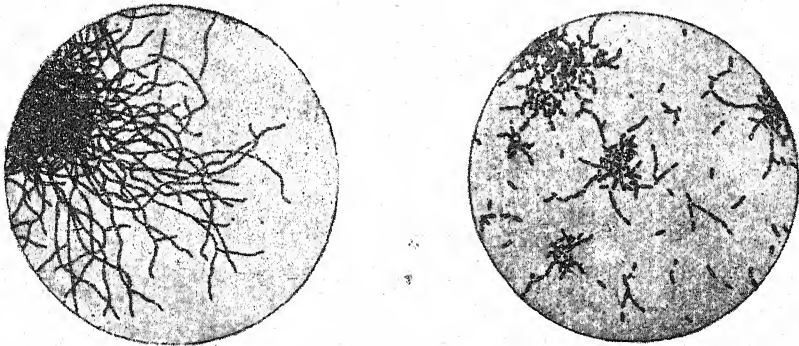


Abb. 44. *Actinomyces* aus einer Unterkiefer-Aktinomykose des Menschen. — Fig. 1. Frisch angefertigtes Präparat aus einer Kultur. — Fig. 2. Aus derselben Kultur, zwei Tage später; Zerfall der Fäden. — Stark vergr. — Nach Lieske.

3. Ordnung. *Trichobacteria*²³⁾. Einzelzelle platten- oder stäbchenförmig in festen, meist umscheideten Fäden. Endosporen fehlen.

1. Familie. *Chlamydobacteriaceae*. Einzelzellen von einer gemeinsamen Scheide umgeben. Teilung in 1—3 Richtungen des Raumes. Austretende Zellen unbeweglich oder begeißelt.

Crenothrix. Zellfäden unverzweigt, Zellteilung später nach drei Richtungen des Raumes. — *C. polyspora* (= *Lepthothrix Kühniana*) in Brunnen und Wasserleitungen fest-sitzend und schleimige, flockige Massen bildend, die bei bedeutendem Anwachsen zu Verstopfungen u. dgl. führen können (Abb. 45, Fig. 5); in den Scheiden Eisenoxyd speichernd („Eisenbakterien“).

u. Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arb. a. d. k. Gesundheitsamte, XX., 1904. — Schwellengrebel N. H., im Zentralbl. f. Bakteriologie etc., 1. Abt., 51. Bd., 1912. — Gonder R., in Handwörterb. d. Naturw., IX. Bd., 1913. — Doflein F., Lehrb. d. Protozoenk., 4. Aufl., 1918 u. die dort zitierte Literatur.

²²⁾ Vgl. Lehmann und Neumann, Atl. u. Grundr. d. Bakt., 5. Aufl., 1912. — Peklo J., Die pflanzlichen Aktinomykos., Zentralbl. f. Bakt. etc., 1910. — Drechsler C., Morph. of Actin., Ber. d. D. bot. Ges., 1919. — Lieske R., Morph. u. Biol. d. Strahlenpilze, Berlin 1921, und die dort zitierte Literatur.

²³⁾ Vgl. Miehle H. in Handwörterb. d. Naturw., 9. Bd., 1913.

Cladothrix. Zellfäden mit Scheinverzweigungen. — *C. dichotoma* in verunreinigten Wässern sehr häufig, festsitzend und flockige Massen bildend, speichert, gleichwie andere Chlamydobacteriaceen (z. B. *Leptothrix ochracea*), Eisen in Form von Eisenoxyd in den

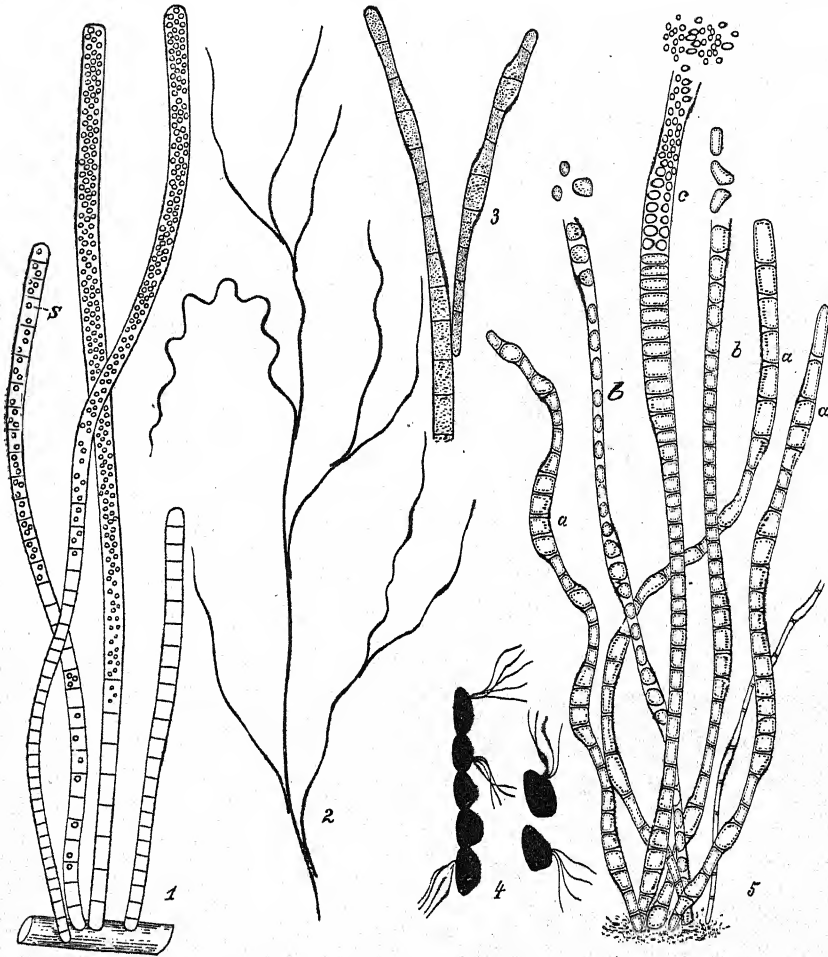


Abb. 45. *Chlamydobacteriaceae* und *Beggiatoaceae*. — Fig. 1. *Beggiatoa alba*; s Schwefelkörner; 800fach vergr. — Fig. 2—4. *Cladothrix dichotoma*. Fig. 2 Cönobien bei 350facher Vergr. Fig. 3 Stück eines Fadens mit einer Scheinverzweigung bei 1000facher Vergr. Fig. 4 Schwärmzellen mit Geißeln nach einem gefärbten Präparate bei 1000facher Vergr. — Fig. 5. *Crenothrix polyspora*. Büschel von Cönobien in verschiedenen Entwicklungsstadien. a junge Fäden, b ältere Fäden, an den Spitzen die Einzelzellen entlassend, c älterer Faden, durch Teilung nach drei Richtungen des Raumes entstandene „Sporen“ entlassend; 1000fach vergr. — Fig. 1, 2 u. 5 nach Zopf, Fig. 3 u. 4 nach Migula.

Scheiden auf, nimmt daher, in großen Mengen vereinigt, eine rostrote Färbung an und teilt dieselbe gelegentlich auch dem Wasser und dessen Sedimenten mit (Abb. 45, Fig. 2—4).

2. Familie. *Beggiatoaceae*. Zellen in Fäden, die nicht von einer ge-

meinsamen Scheide umgeben sind. Teilung nach einer Richtung des Raumes. Zellinhalt immer mit Schwefelkörnchen. Kriechbewegungen.

Beggiatoa alba (Abb. 45, Fig. 1) in Schwefelthermen und Wässern, in denen tierische Körper in Fäulnis übergehen, schneeweiße, flockige Massen bildend. — *B. roseopersicina*, pfirsichblührot, in Wässern, in welchen Tiere und Pflanzen in Fäulnis übergehen.

Zu den Trichobakterien werden auch die wenig bekannten *Spirotrichaceae* gestellt mit schraubig gekrümmten ungegliederten Fäden, von denen einige (*Gallionella ferruginea*, *Spirophyllum*) im Bodensatz eisenhaltiger Wässer sich finden.

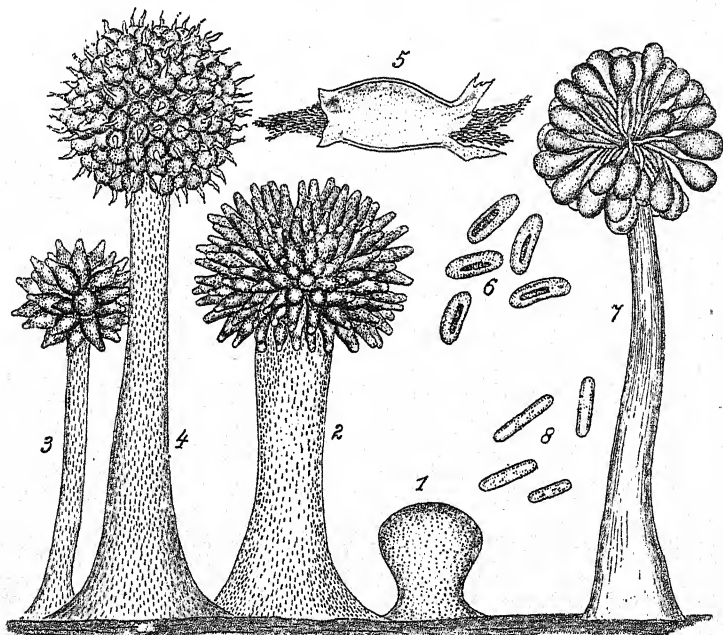


Abb. 46. *Myxobacteriaceae*. — Fig. 1–4. *Chondromyces apiculatus* in verschiedenen Entwicklungsstadien bis zur Ausbildung des reifen Zystophors. — Fig. 5. Cyste davon in Entleerung. — Fig. 6. Einzelne Individuen davon. — Fig. 7. *Chondromyces pediculatus*, Zystophor. — Fig. 8. Einzelne Individuen von *Ch. catenulatus*. — Fig. 1–4, 7 schwach, 6 u. 8 stark vergr. — Nach Thaxter.

4. Ordnung. ***Myxobacteria***. Individuen in Schleimmassen eingeschlossen, die schließlich mehr oder weniger regelmäßig geformte, fruchtkörperähnliche Gestalten annehmen.

Einzige Familie: ***Myxobacteriaceae*** ²⁴⁾. Die schleimigen Cönobien gleichen anfangs kleinen Plasmodien, die dann unter Ausbildung einer festen,

²⁴⁾ Thaxter R., On the *Myxobacteriaceae*, a new ord. of Schizom. Bot. Gaz., XVII., 1892; Furth observ. on the *Myxob.*, l. c., XXIII., 1897; Notes on the *Myxob.*, l. c., XXXVII., 1904. — Baur E., Myxobakterienstudien. Arch. f. Protistenk., V., 1904. — Quehl A., Unters. üb. Myxobakt. Zentralbl. f. Bakt. etc., II. Abt., XVI. Bd., 1906. — Smith A. L., *Myxobacteriaceae*. Trans. Brit. myc. Soc., III., 1909. — Faull J. H., *Chondr. Thaxteri*. Bot. Gaz., LXII., 1916.

zählen Hüllschicht bestimmte Formen annehmen. Arthrosporenbildung und Abgliederung zystenartiger, zahlreiche Individuen enthaltender Cönobiumstücke.

Das schleimige Anfangsstadium und die den Sporenbehältern der Myxophyten ähnelnden „Zystophoren“ bewirken eine gewisse Ähnlichkeit mit Myxophyten. Trotzdem liegt keine Verwandtschaft mit diesen, wohl aber eine sehr beachtenswerte Analogie der ganzen Organisation vor.

Myxococcus. Arthrosporenbildung. Reife Cönobien meist von einfacher Gestalt. — *Polyangium* und *Chondromyces* mit Zystenbildung. Zystophor besonders bei der letzteren Gattung von sehr regelmäßiger Gestalt (Abb. 46).

III. Stamm. Zygomycota.

Einzellig und dabei einzeln bleibend oder in Cönobien. Zellen in der Regel mit Membran, mit Gliederung in Kern, Chromatophoren und Cytoplasma. Zelle bei den meisten Formen mit deutlicher Zweiteilung der Wand (entweder durch Querfurche oder durch Teilung der Membran); nur bei abgeleiteten Formen, die aber mit den übrigen durch zweifellose Mittelformen verbunden sind, fehlt diese Zweiteilung. Fortpflanzung durch Teilung, bei der meistens jede Tochterzelle eine Hälfte der alten Wand erhält, außerdem bei der Mehrzahl durch Kopulation. Schwärmsporen fehlen in der Regel. Die Chromatophoren sind durch Chlorophyll oder durch einen dem Chlorophyll nahe stehenden oder durch einen neben dem Chlorophyll auftretenden Farbstoff grün, gelb oder braun (selten anders) gefärbt.

Unter dem Namen der Zygomycoten erscheinen hier einige Organismengruppen zusammengefaßt, welche durch eine Anzahl recht auffallender Merkmale sich zusammenfassen lassen.

Als sicher erscheint es, daß es sich durchwegs um Flagellaten-Abkömmlinge handelt, die zu analoger Organisationshöhe vorgeschritten sind, zu irgend einem der anderen im folgenden behandelten Pflanzenstämme aber keinerlei nachweisbare genetische Beziehungen aufweisen. Unsicher ist es derzeit noch, ob die Ähnlichkeiten zwischen den Angehörigen der als Zygomycoten zusammengefaßten Gruppen auf bloßen Analogien oder doch auf näherer Verwandtschaft beruhen. Manches im Entwicklungsgang dieser Organismen ist noch nicht ganz geklärt; sollten weitere Untersuchungen die erstgenannte Alternative ergeben, so müßte eine Auflösung des Stammes vorgenommen werden.

Die *Peridinieae*, die *Centricae* unter den *Bacillarieae*, die *Conjugatae* sind Haplobionten, die *Pennatae* unter den *Bacillarieae* Diplobionten. Letztere sind daher bei aller Übereinstimmung mit den anderen Bacillariaceen von den übrigen Gruppen am schärfsten getrennt. Viele *Peridinieae* zeigen im Entwicklungsgang eine überraschende Übereinstimmung mit den *Centricae*. Alle *Conjugatae*, weitaus die meisten *Peridinieae* und *Bacillarieae* sind autotroph¹⁾, sind daher dem biologischen Typus der „Algen“ zuzuzählen.

¹⁾ Eine mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei den Schizophyten und Euthallophyten sehr bemerkenswerte Andeutung der Ausbildung von zwei biologisch verschiedenen Reihen findet sich bei den Peridinieen, da unter den Gymnodiniaceen neben Formen mit gefärbten Chromatophoren und Kohlenstoffassimilation auch Formen mit farblosen oder ohne Chromatophoren und mit heterotropher Ernährung vorkommen, ferner bei den Bacillariaceen, bei denen gleichfalls farblose, saprophytisch lebende Formen nachgewiesen wurden.

1. Klasse. Peridinieae²⁾ u. ³⁾

Einzellig, meist einzeln lebend, nur selten zu Cönobien vereinigt. Form der Zelle mannigfaltig, kugelig, eiförmig, kreiselförmig, oft mit horn- oder flügelartigen Fortsätzen. Zelle mit deutlichem, oft auffallend großem Kerne, mit kornförmigen oder plattenförmigen, gelben, braunen, seltener roten oder farblosen Chromatophoren. Die Färbung derselben ist durch Chlorophyll, das rotbraune Peridinin und das braune Phycopyrrin⁴⁾ bedingt⁵⁾. Als Assimilationsprodukt finden sich Fetttropfen im Inhalte, daneben Amylum. Besonders auffallend sind oft rot gefärbte Ölmassen. Außer gewöhnlichen Vakuolen finden sich im Inhalte die Pusulen, das sind Vakuolen, die durch Ausführungsgänge in die Geißelspalte sich entleeren (Abb. 47, Fig. 7).

Die Wand besteht aus Zellulose, sie ist selten einheitlich, meist besteht sie aus zwei oder mehr Platten. Bei mehr als zwei Platten lassen sich Schalen-, Gürtel- und Schloßplatten unterscheiden, die beiden letzteren Kategorien setzen die durch die Quer-, beziehungsweise Längsfurche gekennzeichneten Teile zusammen. An der Oberfläche der Zellen verläuft mit wenigen Ausnahmen eine Quer- und eine Längsfurche. Die Membran ist glatt oder porös, in letzterem Falle erheben sich überdies über dieselbe oft Verdickungsleisten, die, netzförmig gruppiert, eine Felderung der Membran veranlassen. An der Kreuzungsstelle der beiden Furchen befindet sich zu meist eine Öffnung, die Geißelspalte; überdies zeigt die Zelle oft eine Öffnung am Ende einer der beiden Schalenhälften (Apikalporus). Durch die Poren tritt, wenigstens zeitweise, Plasma aus der Zelle heraus (extramembranöses Plasma), von welchem die Bildung der Skulpturen zum guten Teile ausgeht.

Membranlose Zellen bei Familie 1, bei Schwärmern und bei gelegentlich vorkommenden amöboiden Stadien.

²⁾ = Arthrodele Flagellaten, Cilioflagellaten, Dinoflagellaten.

³⁾ Vgl. Klebs G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen- und Infusoriengruppen. Unters. d. bot. Inst. Tübingen, I., 1883; Über d. Organis. u. syst. Stellg. d. Perid. Biol. Zentralbl., IV., 1885. — Stein, Der Organismus der Infusionstiere, III. Abt., II. Heft, 1883. — Bütschli in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, I. Bd., II. Abt., 1883. — Schütt F. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. Teil, I. Abt. b, 1896; Die Peridin. d. Planktonexped., Ergebn. d. Planktonexp., IV. — Folgner V., Beitr. z. Kennt. d. Entw.-Gesch. einiger Süßwasserper. Öst. bot. Zeitschr., 1899. — Murray G., New Perid. from the Atl. Transact. Linn. Soc., sec. ser., V., 1899. — Karsten G., Das Phytoplankton des antarkt. Meeres; Das indische Phytoplankton. Wissenschaftl. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exp., II. Bd., 2 Teil. — Oltmanns F., Morphol. u. Biol. d. Alg., 1904 u. 1906. — Lemmermann E. in Kryptog.-Fl. d. Mark Brandenb., I., 1910. — Klebs G., Über Flag. und algenähn. Perid. Verh. naturh. med. Ver. Heidelb., N. F., 11. Bd., 1910/12. — Schilling A. J. in Pascher A., Süßwasserfl., Heft 3, 1913. — Doflein F., Lehrb. d. Protoz.-Kde., V. Aufl., 1916. — Huber G. u. Nipkow F., Exper. Unters. üb. Entw. v. *Ceratium*, Zeitschr. f. Bot., XIV., 1922.

⁴⁾ Vgl. Schütt F. in Berichte der deutsch. bot. Ges., 1890. — Molisch H., Mikrochemie, 2. Aufl., 1921.

⁵⁾ Die Färbung einiger blauer und rosenroter *P.* ist noch nicht näher untersucht. Wettstein, Handbuch der system. Botanik, 3. Aufl.

Die meisten Peridinieen weisen Bewegungen auf; dieselben werden durch zwei (seltener drei) aus der Geißelspalte hervortretende Geißeln verursacht; von denselben verläuft die eine, die „Quergeißel“, in querrer Richtung (bei Formen mit Querfurche in dieser) und bewirkt die rotierende

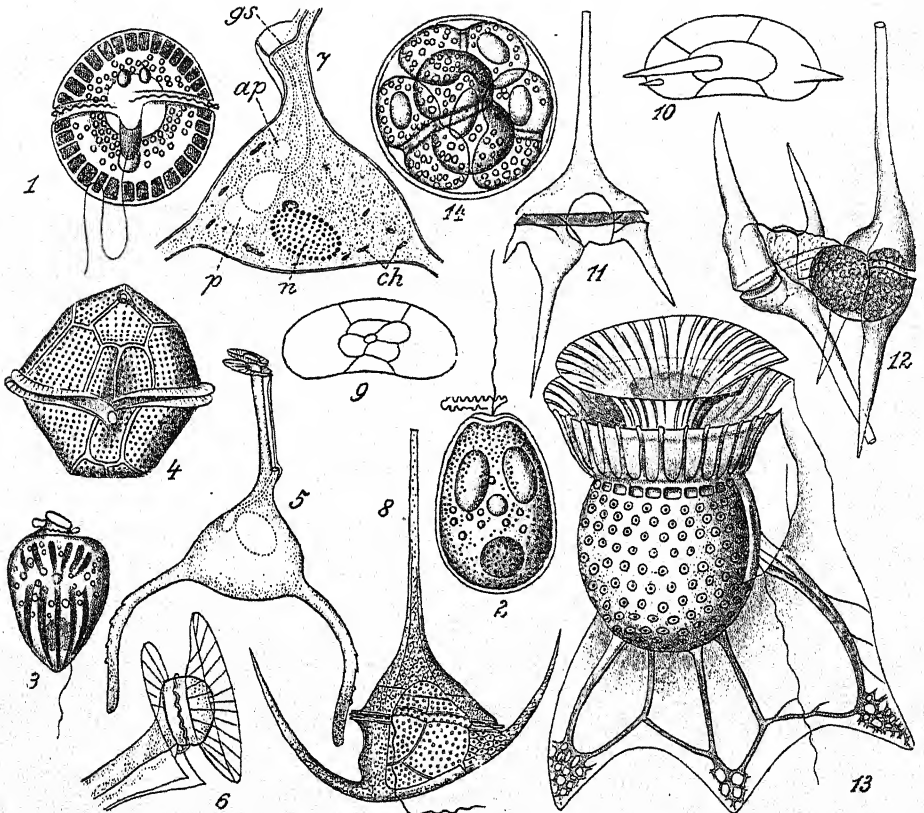


Abb. 47. Peridinieae. — Fig. 1. *Glenodinium cinctum*; 600fach vergr. — Fig. 2. *Exuviaella lima*; 270fach vergr. — Fig. 3. *Amphidinium operculatum*; 200fach vergr. — Fig. 4. *Goniodoma acuminatum*; 500fach vergr. — Fig. 5. *Triposolenia bicornis*; 514fach vergr. — Fig. 6. Oberster Teil derselben mit Gürtelplatte; 1200fach vergr. — Fig. 7. Zellinneres derselben: *p* Pusule, *ap* akzessorische Pusule, *n* Kern, *ch* Chromatophoren, *gs* Geißelspalte; 750fach vergr. — Fig. 8. *Ceratium tripos*; 220fach vergr. — Fig. 9. Oberansicht davon mit Apikalporus. — Fig. 10. Unteransicht davon. — Fig. 11. *Ceratium hirundinella*; zirka 250fach vergr. — Fig. 12. „Kopulation“ v. *C. hirundinella*. — Fig. 13. *Ornithocercus magnificus*; stark vergr. — Fig. 14. Zyste von *Goniodoma acuminatum* mit jungen Schwärmern; 500fach vergr. — Fig. 1, 2, 8 nach Bütschli, 3, 4, 14 nach Stein, 5–7 nach Kofoid, 9, 10, 13 nach Schütt, 11, 12 nach Zederbauer.

Vorwärtsbewegung der ganzen Zelle, die zweite, „Längsgeißel“, bestimmt, vorgestreckt oder nachgezogen, insbesondere die Richtung der Bewegung. — Die Fortpflanzung und Vermehrung der Peridinieen ist noch nicht vollkommen bekannt. Allgemein kommt Teilung vor. Hierbei tritt in der

Wand ein in verschiedener Weise verlaufender Spalt auf, das Plasma teilt sich, jeder Teil verbleibt in einer der beiden Wandhälften und ergänzt die Wand zu einem neuen Individuum. Überdies kommt Teilung im Innern von Gallertzysten (Abb. 47, Fig. 14) vor. Bei ungünstigen äußeren Verhältnissen gehen viele Formen unter Verlust der Beweglichkeit und Erwerbung dicker

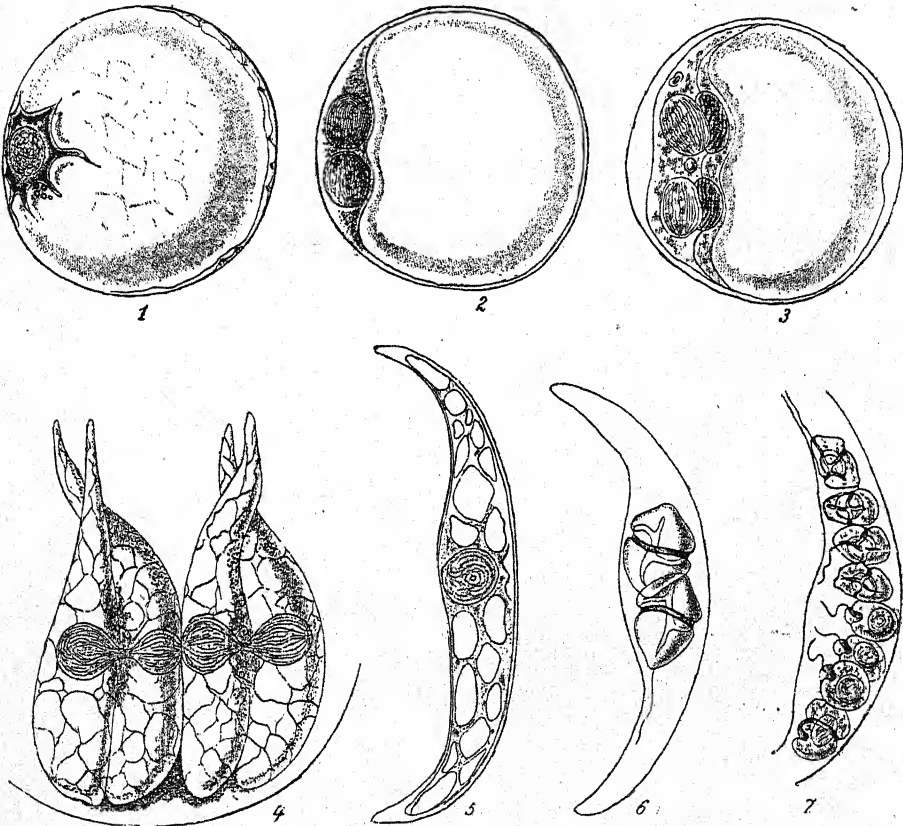


Abb. 48. Gametenbildung bei *Diplodinium lunula*. — Fig. 1. Zyste. — Fig. 2 u. 3. Dieselbe in Teilung vor der Bildung der Tochterzysten. — Fig. 4. Stück der Zystenwand mit vier Tochterzysten. — Fig. 5. Erwachsene Tochterzyste. — Fig. 6 u. 7. Gametenbildung in der Tochterzyste. — Stark vergr. — Nach Dogiel.

Membranen in Dauerzustände über. Nicht selten kommen Häutungen (Abstoßen der Membran und Neubildung einer solchen) vor.

Über sexuelle Fortpflanzungsvorgänge liegen zweierlei Angaben vor. Einerseits wurde bei mehreren Arten Kopulation ganzer vegetativer Zellen angegeben⁶⁾ (Abb. 47, Fig. 12). Andererseits wurde bei anderen Arten

⁶⁾ Vgl. Zederbauer E., Geschl. u. ungeschl. Fortpflanz. v. *Ceratium*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 22. Bd., 1904. — Entz G., Die Organisationsverh. einig. Perid. Math.-naturw.

(Abb. 48) beobachtet⁷⁾, daß Zysten in Tochterzysten zerfallen, welche frei werden und in ihrem Innern gymnodinium-artige Schwärmer ausbilden oder daß dies ohne Ausbildung von Tochterzysten erfolgt, daß in beiden Fällen aber Kopulation der Schwärmer eintritt. Die Reduktionsteilung scheint nach der Zygotenbildung einzutreten. Demnach wären die *Peridinieae* Haplobionten.

Die Peridinieen umfassen in zirka 40 Gattungen marine und Süßwasserarten; erstere herrschen weitaus vor. Sie bilden einen wesentlichen Bestandteil der Planktonflora in Seen und Meeren und damit der Nahrung der Seetiere. Bei vielen Formen finden sich entsprechend dieser Lebensweise auffallende Schwebeeinrichtungen, so vor allem flügelartige Ausbreitungen am Rande der Quersfurche, überdies auch manchmal flügelartige Bildungen entlang der Längsnaht (Abb. 47, Fig. 13). Die Schwebefähigkeit wird auch durch Ölansammlungen erhöht.

Viele marine Peridinieen haben Leuchtvermögen⁸⁾; sie sind eine der Ursachen des Meerleuchtens.

Die Beziehungen der P. zu den Flagellaten sind recht deutlich. Als Verwandte kommen einerseits die *Cryptomonadineae*, welche Beziehungen zu den Gymnodiniaceen zeigen, anderseits die den Cryptomonadineen nahestehenden *Desmomonadineae*⁹⁾, welche Anklänge an die *Prorocentraceae* aufweisen, in Betracht.

Es lassen sich derzeit folgende Familien unterscheiden:

1. Familie. *Gymnodiniaceae*. Zellen membranlos oder Zellwand zusammenhängend, nicht aus Platten bestehend, mit Quer- und Längsfurche; Quer- und Längsgeißel.

In Süßwasserseen Formen mit oft grünen Chromatophoren, z. B. *Hemidinium nasutum*, *Amphidinium operculatum* und *lacustre* (Abb. 47, Fig. 3), *Gymnodinium fuscum*. — Im Meeresplankton u. a. *Diplodinium* (Abb. 48). — Parasitär: *Blastodinium Pruvoti* in Copepoden, *Gymnodinium roseum* auf Copepodeneiern, *G. pulvisculus* auf verschiedenen pelagischen Tieren. — Mit starkem Hervortreten der Ruhestadien: *Cystodinium*, *Hypnodinium* u. a. im Süßwasser. — *Glenodinium* (Abb. 47, Fig. 1).

2. Familie. *Phytodiniaceae*. Zellwand nicht aus Platten bestehend, ohne Furchen. Zellen unbeweglich. Schwärmer unbekannt.

Phytodinium, *Stylodinium* im Süßwasser.

3. Familie. *Prorocentraceae*. Zellwand aus zwei uhrglasförmigen, mit den Rändern aufeinander passenden Platten zusammengesetzt, ohne Quersfurche.

Alle Arten marin, z. B. *Exuviaella* (Abb. 47, Fig. 2), *Prorocentrum*.

Ber. aus Ung., XXV., 1909. — Zytologisch wurden diese Fälle nicht untersucht. Wenn man die Verhältnisse bei den *Bacillarieae* in Betracht zieht, kann man es nicht als ausgeschlossen betrachten, daß zweierlei Arten der sex. Fortpflanzung bei den P. existieren.

⁷⁾ Vgl. Dogiel V., Beitr. z. Kenntn. d. Perid. Mittlg. aus d. zool. Stat. in Neapel, 18. Bd., 1906/8. — Jollos V., Dinoflagellatenstud. Arch. f. Prot.-Kunde, XIX. Bd., 1910. — Pascher A., Üb. Flag. u. Alg. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXII. Bd., 1914.

⁸⁾ Vgl. Molisch H., Leuchtende Pflanzen, 2. Aufl., 1912. — Plate L., *Pyrodinium Tahamense*. Arch. f. Protistenk., VII., 1906.

⁹⁾ Vgl. Pascher A., Üb. Flag. u. Algen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., XXXII. Bd., 1914. — Dasselbst die Beschreibung der wenig bekannten P.-Familie der *Dinotrichaceae*.

4. Familie. *Peridiniaceae*. Zellwand aus mehr als zwei Platten zusammengesetzt, mit Schloß- und Gürtelplatten, mit Quer- und Längsfurche, Quer- und Längsgeißel.

Formenreichste Familie, mit Süßwasser- und Meeresformen. *Ceratium* (Abb. 47, Fig. 8 u. 11), mit drei oder vier hornartigen Fortsätzen, *Goniodyma* (Abb. 47, Fig. 4), *Peridinium*.

5. Familie. *Dinophysidaceae*. Wand durch eine Sagittalnaht in zwei Hälften geteilt. Zerlegung der Ober- und Unterhälfte in Platten fehlt.

Meeresplanktonen, vielfach mit auffallenden Schwebearrichtungen: *Ornithocercus* (Abb. 47, Fig. 13), *Dinophysis* u. a.

2. Klasse. Bacillariaceae¹⁰⁾. Kieselalgen¹¹⁾.

Einzellig. Einzeln lebend oder Cönobien bildend; letztere fadenförmig (Abb. 50, Fig. 4), fächerförmig (Abb. 50, Fig. 5), kettenförmig (Abb. 50, Fig. 7) oder mächtige, von Schleimhüllen umgebene Massen darstellend (Abb. 50, Fig. 9). Zelle mit zumeist zentralem Kerne, mit relativ viel Zellsaft, der in der Mitte häufig durch eine Plasmaansammlung unterbrochen, daher in zwei große Vakuolen geteilt ist. Chromatophoren in Platten- oder Körnerform; in ersterem Falle in geringer (1—2) Zahl und in großer Mannigfaltigkeit der Form, in letzterem Falle in größerer Zahl; sie sind

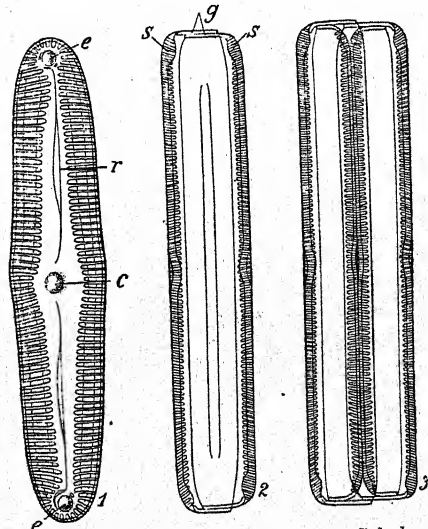


Abb. 49. *Pinnularia viridis*. — Fig. 1. Schalenansicht, *c* = Zentralknoten, *e* = Endknoten, *r* = Raphe. — Fig. 2. Gürtelansicht, *s* = Schalen, *g* = Gürtelbänder. — Fig. 3. Teilungsstadium in der Gürtelansicht. — Alle Fig. sind nach ausgeglühten, also inhaltslosen Individuen angefertigt; stark vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Pfitzer, Fig. 3 Original.

¹⁰⁾ = *Diatomeae*.

¹¹⁾ Vgl. Smith W., Synopsis of the Brit. Diatom. London 1853—1856. — Schmidt A. und M. und Fricke F., Atlas der Diatomaceenkunde. 2. Aufl., 1874 etc. — Van Heurck H., Synopsis des Diatom. de Belgique, Anvers 1880—1885. — Pfitzer E., Unters. über Bau u. Entw. der Bacillariaceen. Bonn 1871 und in Schenk, Handb. d. Bot., II. Bd., Breslau 1882. — De Toni G. B., Sylloge Algarum, Vol. II, Sect. 1—3, 1891—94. — Mills F. et Deby J., An introduct. to the study of the Diatom., London 1893. — Schütt F. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. Abt., 1896. — Karsten G., Die Diatomeen der Kieler Bucht, 1899; vgl. auch die S. 97 zitierten Arbeiten. — Van Heurck H., Traité d. Diatom., 1899. — Ott E., Unters. üb. d. Chromatophorenbau d. Süßwasserdiat. Sitzb. Akad. Wien, CI., 1900. — Gran H. H., Das Plankton d. Nordmeeres. Rep. norvég. Fishery Invest., 2., 1902; — Die Diatom. d. arkt. Meere, Römer u. Schaudinn, Flor. Arct., II., 3, 1904. — Mereschowsky C., Zur Morphol. d. Diat., Kasan 1903. — Oltmanns F., Morphol.

durch eine braune Modifikation des Chlorophylls, das Phaeophyll, gefärbt¹²⁾ und enthalten überdies ein Karotin. Von sonstigen Inhaltskörpern der Zelle sind Tropfen fetten Öles, ferner die sogenannten Bütschlichen Körperchen (Gerbstoff) hervorzuheben; Stärke fehlt. Die Schale (Frustel) besteht aus zwei Hälften, die ganz getrennt sind und durch Übereinandergreifen der

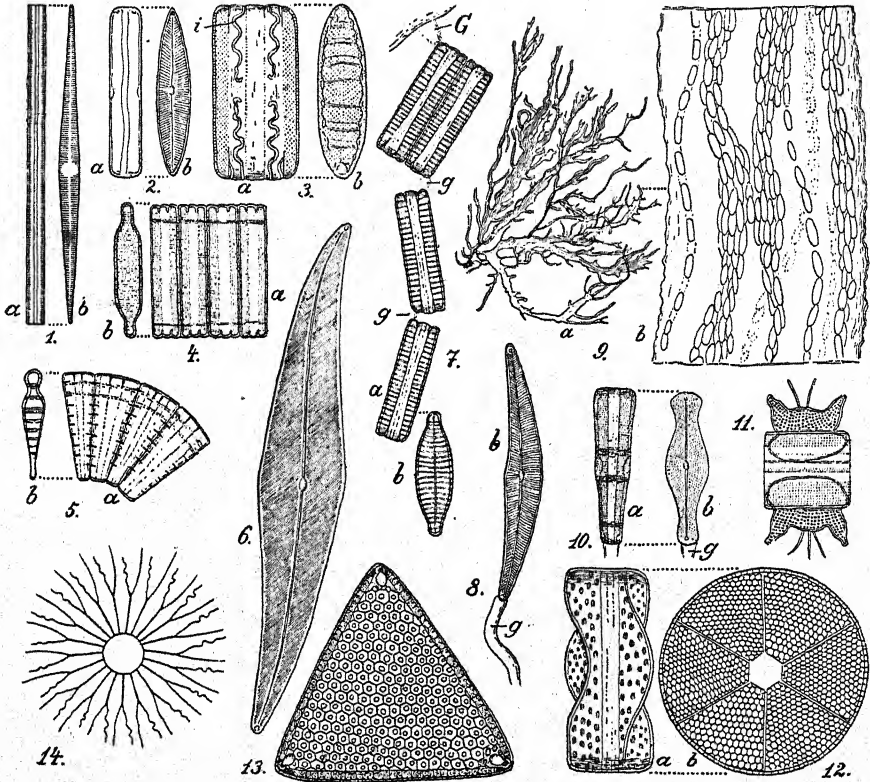


Abb. 50. Bacillariae. — Fig. 1. *Syndra ulna*. — Fig. 2. *Navicula Westii*. — Fig. 3. *Grammatophora serpentina*. — Fig. 4. *Fragilaria virescens*. — Fig. 5. *Meridion constrictum*. — Fig. 6. *Pleurosigma angulatum*. — Fig. 7. *Diatoma vulgare*. — Fig. 8. *Cymbella lanceolata*. — Fig. 9. *Schizonema helminthosum*, a Cönobium in nat. Gr., b Stück eines solchen stark vergr. — Fig. 10. *Gomphonema geminatum*. — Fig. 11. *Biddulphia aurita*. — Fig. 12. *Actinopteryx undulatus*. — Fig. 13. *Triceratium javus*. — Fig. 14. *Bacteriastrium varians* var. *princeps*. — a in allen Figuren (außer 9) Gürtelansicht, b Schalenansicht, g Gallertstiele; alle Figuren (außer 9) stark vergr. — Fig. 1–12 nach Smith, Fig. 13 u. 14 nach Challenger-Exp.

u. Biol. d. Algen. I., 1904. — Richter O., Reinkult. v. Diat. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1903; Zur Physiol. d. Diat. I. Sitzber. d. k. Akad. Wien, CXV., 1906. — Edwards A. M., The origin of the *Bacillaria*. Nuov. Notar., 23., 1908. — Heinzerling O., Der Bau der Diatom-Zelle etc. Bibl. bot., 69. Heft, 1908. — Meister Fr., Die Kieselalgen d. Schweiz, Bern 1912. — Schönfeldt H. in Pascher A., Süßwasser-Flora, Heft 10, 1913; Diatomac. German. 1907. — Tempère et Peragallo, Diatom. d. monde ent., 2. ed 1912–1913.

¹²⁾ Vgl. Molisch H., Über d. braun. Farbstoff d. Phaeophyc. u. Diatom. Bot. Zeitg., 1905. — Über eine Form mit einem blauen Farbstoffe im Plasma vgl. Molisch H., Notiz

Ränder sich zueinander verhalten, wie Boden und Deckel einer Schachtel. Jede Hälfte besteht wieder aus zwei oder mehr Teilen, zum mindesten aus einer „Schale“ (valva) und einem „Gürtelband“ (pleura), das immer mit der Schale fest verbunden ist; die Gürtelbänder greifen übereinander (Abb. 49, Fig. 2).

Zwischen Gürtelband und Schale sind zuweilen „Zwischenbänder“ eingeschaltet; von diesen gehen bei manchen Formen Wände aus, die in das Innere der Zellen hineinragen: „Septa“ oder „Innenschalen“ (Abb. 50, Fig. 3a bei i). Jedes Individuum sieht, je nachdem man es von einer der Schalen oder von der Seite der Gürtelbänder aus betrachtet, wesentlich ver-

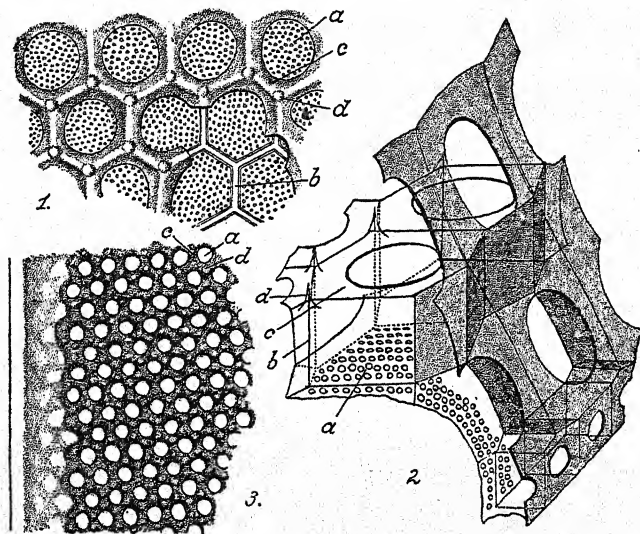


Abb. 51. Bau der Bacillarien-Wand. — Fig. 1 u. 2. *Triceratium javus*. — Fig. 1. Fragment der Wand von der Fläche betrachtet, *a* Grundplatte, *b* Verdickungsleisten, *c* horizontale Ausbreitung derselben, *d* den Berührungskanten der Verdickungsleisten aufgesetzte Spitzen. Fig. 2. Ein Stück des Schalenrandes mit einem Stücke der längs des Randes verlaufenden Leiste in perspektivischer Ansicht, Buchstaben wie bei Fig. 1. — Fig. 3. Stück der Schale von *Pleurosigma angulatum*, Buchstaben wie bei Fig. 1. — Fig. 1 bei zirka 1200facher, Fig. 2 bei noch stärkerer, Fig. 3 bei 1000facher Vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Pfitzer, Fig. 3 nach einer Photographie von Zeiss.

schieden aus („Schalen-“ und „Gürtelansicht“; vgl. Abb. 49, Fig. 1 u. 2). Die größte Mannigfaltigkeit im äußeren Umriß weisen die Zellen in der Schalenansicht auf; sie sind kreisrund, eiförmig, lanzettlich, s-förmig, bisquitförmig, nadelförmig, dreieckig etc. etc. (vgl. Abb. 50). Die ganze Wand ist in der verschiedensten Weise gezeichnet und skulpturiert. Zunächst fällt bei vielen Formen an der Schalenansicht ein der Länge nach verlaufender, zumeist etwas gekrümmter Streif, die Raphe (Abb. 49, Fig. 1, *r*)

auf, der einen die Membran durchsetzenden, kompliziert gebauten und insbesondere an den Enden kompliziert verlaufenden Spalt darstellt, ferner knotenförmige Vorwölbungen mit feinen Perforationen (Zentralknoten, Endknoten, Abb. 49, Fig. 1, *c* und *e*). Es gibt auch Formen mit zwei Raphen auf jeder Schale (*Surirella*), ferner Formen mit Längsstreifen, die mit Spaltenbildung nichts zu tun haben (Pseudo-Raphe).

Überdies finden sich mannigfache, bei schwächeren Vergrößerungen als Punkte, Streifen, Netze etc. erscheinende Skulpturen, die auf einen komplizierten Bau der Wand zurückzuführen sind. Am häufigsten gehen dieselben auf die in Abb. 51 dargestellten Verhältnisse zurück. Die Wand besteht aus einer feinen Grundplatte (Fig. 1 u. 2, *a*), die von zahlreichen Poren durchsetzt ist. Auf erstere sind leistenförmige Verdickungslamellen (Fig. 1 u. 2, *b*) aufgesetzt, die häufig netzartig verbunden sind und dadurch kleine Areolen bilden. Nicht selten sind diese Verdickungslamellen oben wieder parallel der Grundplatte verbreitert (Fig. 1 u. 2, *c*), über jeder Areole ein reisrundes Loch freilassend. Bei anderen Formen (z. B. *Pinnularia*) beruht über der Skulptur auf einem anderen Wandbau: Poren fehlen und die Streifen enden auf im Innern der Zelle befindliche Kammern zurückzuführen. Überdies kommen bei manchen Formen höcker-, horn- und stachelartige Fortsätze vor.

Die Substanz der Wand besteht aus einer Modifikation der Zellulose, die in höherem oder geringerem Maße von einer Siliciumverbindung durchsetzt ist, weshalb bei Fäulnis oder beim Ausglühen ein Kieselskelett zurückbleibt. Vielfach ist die Wand nach außen von einer zarten Schleimhülle umgeben. Manche Bacillariaceen sitzen auf gelatinösen Stielen (Gallertstiele; Abb. 50, Fig. 8 u. 10), oder sind durch gelatinöse Knöpfe miteinander verbunden (Abb. 50, Fig. 7), durch Gallertbänder verbunden oder in größerer Menge von gemeinsamen Gallerthüllen umgeben (Abb. 50, Fig. 9). Die Ausscheidung der Gallertstiele und Gallertknöpfe erfolgt durch Gallertporen.

Viele Bacillariaceen sind frei beweglich, besonders kommt diese Fähigkeit langgestreckten Formen zu. Die Bewegung besteht in einem langsamen Gleiten in der Richtung der Längsachse. Sie wird hervorgerufen durch Cytoplasmastömungen, die aus dem Innern der Zelle hervortreten und an der Oberfläche derselben verlaufen. Der ganze Bewegungsmechanismus hängt mit dem Baue der Raphe auf das Innigste zusammen¹³⁾. (Abb. 52.) Einzelne sitzende *Navicula*-Arten zeigen Pendelbewegungen.

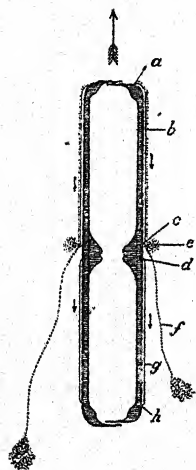
Die Fortpflanzung erfolgt in erster Linie durch Teilung und durch Asexosporenbildung. Die Teilung (Abb. 49) wird eingeleitet durch Auseinanderrücken der zwei Schalenhälften, durch Teilung des Zellinhaltes und wird abgeschlossen dadurch, daß je ein Teil des Inhaltes in eine der beiden Schalenhälften tritt und daß zu der betreffenden Hälfte eine neue von ihrer Rande umschlossene Hälfte gebildet wird. Infolgedessen wird von den beiden Tochterindividuen das eine kleiner als das Mutterindividuum. Ent-

¹³⁾ Vgl. Müller O., Die Ortsbewegung der Bacillariaceen VII. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVII. Bd., 1909 und die dort zitierte Literatur.

weder wird nun die ursprüngliche Größe durch nachträgliches Wachstum erreicht, oder es hat fortgesetzte Teilung eine bedeutende Verkleinerung der Individuen zur Folge. Dieser wird endlich eine Grenze durch die Auxosporenbildung gesetzt. Die Auxosporenbildung ist entweder ein rein vegetativer Vorgang oder das Ergebnis eines Kopulationsvorganges. Die verschiedenen Vorgänge der Auxosporenbildung, sowie die Verschiedenheit der sexuellen Fortpflanzung charakterisieren die beiden Unterklassen der Bacillarien.

Die Bacillarien sind ungemein artenreich und verbreitet; sie finden sich ebenso im Süßwasser wie im Meere, ebenso in den Tropen wie in den arktischen Gebieten; in letzteren ist ihre Individuenzahl oft eine auffallend große. In Meeren und Seen finden sich Bacillarien ebenso unter den Ufer- und Grundformen, wie unter den Organismen des Plankton. Die Planktonformen sind vielfach durch eigentümliche Schwebvorrichtungen

Abb. 52. Individuum von *Pinnularia viridis*, im Sinne des Pfeiles sich bewegend. Ein Plasmastrom *b* tritt bei *a* aus der Polspalte des vorderen Endknotens und bewegt sich zur vorderen Mündung des Zentralknotenkanales *c*. Auf diesem Wege nimmt er in Flüssigkeiten, welche Körnchen suspendiert enthalten, Körnchenmassen mit, die bei *e* zur Wolke *e* sich stauen und dann in den Faden *f* abfließen. Aus der hinteren Mündung des Zentralknotenkanales *d* tritt gleichfalls ein Plasmastrom *g*, der in die Mündung des hinteren Endknotens *h* sich ergießt. — Schematisiert nach O. Müller.



(scheibenförmige Gestalt, vgl. Abb. 53, horn- und fadenförmige Fortsätze etc.) ausgezeichnet, während ihnen gewisse Eigentümlichkeiten der Grundformen (Raphe, Gallertstiele) fehlen. Unter den Grundformen gibt es festsitzende und freibewegliche; unter den ersteren Epiphyten. Bei massenhaftem Vorkommen bilden die Bacillarien braune Überzüge oder Niederschläge oder bedingen eine braune Färbung des Wassers. Das häufige Vorkommen in Verbindung mit der geringen Größe bewirkt auch, daß sehr oft abgestorbene Bacillarien im Staube der Luft gefunden werden.

Interessante Anpassungsformen sind farblose Bacillarien mit reduzierten Chromatophoren oder ohne solche; sie zeigen heterotrophe Ernährung¹⁴⁾.

¹⁴⁾ Vgl. Benecke W., Über farblose Diatomeen d. Kieler Förhrde. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXXV. Bd., 1900. — Karsten G., Über farblose Diatom. Flora, 1901. — Richter O., Zur Physiologie der Diatom. II. Denkschr. d. Wien. Akad., LXXXIV. Bd., 1909.

Bei einer solchen Form, *Nitzschia putrida*, wurde das gelegentliche Auftreten membranloser Individuen und das Zusammenfließen solcher beobachtet.

Die Verkieselung der Membranen bewirkt die Möglichkeit der unveränderten Erhaltung der Bacillarien nach ihrem Absterben; so finden sich fossile Diatomaceen von der Kreideperiode ab sehr häufig; mächtige Lager von Kieselmergel, „Bergmehl“, Kieselguhr, Polierschiefer etc. bestehen ganz oder zum Teile aus Bacillarienschalen. (Bekannte Fundstätten: Berlin, Königsberg, Eger, Bilin, Ebsdorf in der Lüneburger Heide, Santa Fiora in Toscana, Richmond in Virginien etc.) — Verwendung als Poliermittel, zu feuersicheren und schlecht wärmeleitenden Verkleidungen an Heizungen u. dgl., zur Dynamitfabrikation etc. Diatomeenschalen werden wegen der Regelmäßigkeit und Zartheit ihrer Skulpturen als Prüfobjekte in der mikroskopischen Technik verwendet (Testobjekte). — Neben den Peridinieen bilden

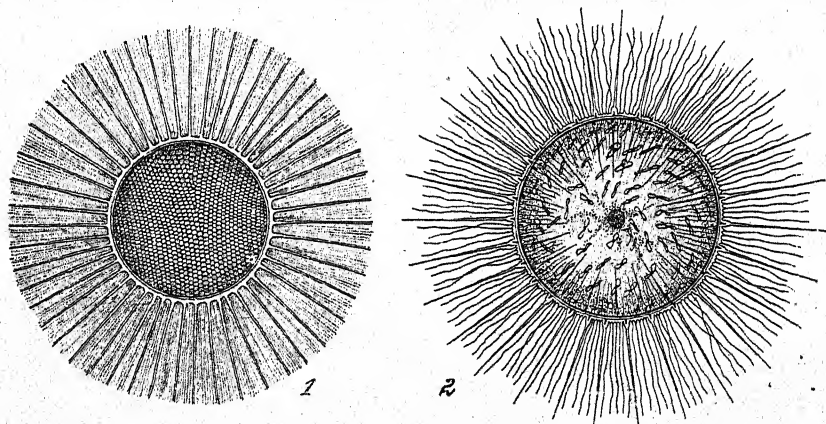


Abb. 53. Marine Planktonbacillarien (*Centricae*). — Fig. 1. *Valdiviella formosa*. — Fig. 2. *Gosslerella tropica*. — Stark vergr. — Nach G. Karsten.

die Bacillarien die Hauptmasse des Phytoplankton¹⁵⁾ und daher ein wichtiges Nahrungsmittel vieler Wassertiere.

Aus dem folgenden wird hervorgehen, daß die Bacillarien zwei Organismengruppen umfassen, die bei aller Ähnlichkeit wesentliche Unterschiede aufweisen. Diese Unterschiede sind nicht nur morphologischer Art, bestehen nicht nur in den ganz verschiedenen sexuellen Vorgängen, sondern beruhen auch darauf, daß wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse annehmen müssen, daß die *Centricae* Haplobionten sind, die *Pennatae* dagegen Diplobionten. Die *Centricae* stehen den *Peridinieae* relativ nahe und zeigen deutliche Beziehungen zu Flagellaten. Die *Pennatae* sind stärker abgeleitet.

¹⁵⁾ Über d. Plankton des Süßwassers vgl.: Bachmann H., Das Phytoplankton des Süßwassers. Sammelreferat. Bot. Zeitg., 62. Jahrg., II. Abt., Nr. 617, 1904. Ferner von umfassenden neueren Arbeiten: Lemmermann E., Das Plankton d. schwed. Gew., Ark. f. Bot., II., 1904. — Wesenberg-Lund C., Stud. over de Danske Plankt. Dansk ferskv. Biol. Labor., 1904; Plankt. investig. of the dan. lakes. 1908.

1. Unterklasse. Centricae.

Zellform zylindrisch, je nach der Höhe scheibenförmig, büchsenförmig oder stabförmig. Schalen regellos, konzentrisch oder radiär, niemals fiederig skulpturiert. Chromatophoren zumeist zahlreich und klein. (Abb. 53—55.)

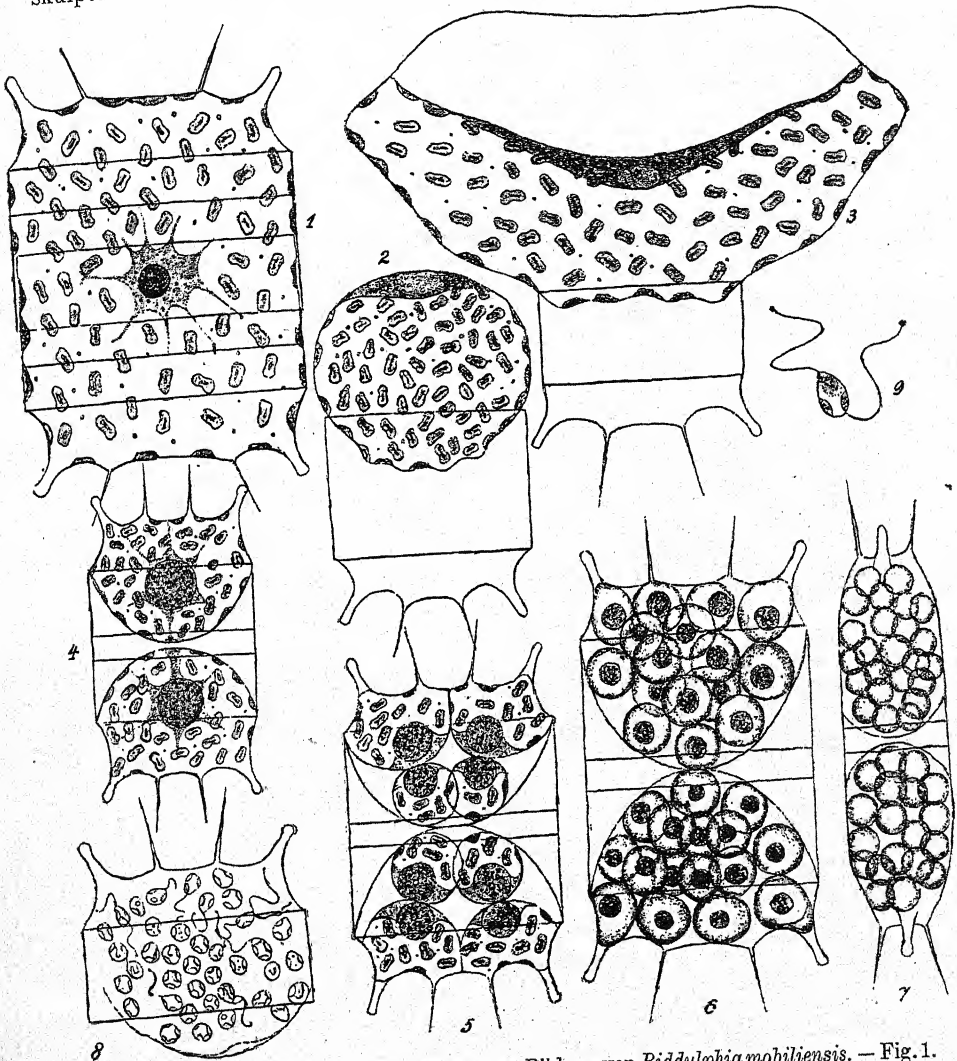


Abb. 54. Auxosporenbildung und „Mikrosporen“-Bildung von *Biddulphia mobiliensis*. — Fig. 1. Vegetative Zelle. — Fig. 2 u. 3. Auxosporenbildung. — Fig. 4—7. Mikrosporenbildung, Fig. 7 in Seitenans. — Fig. 8. Reifes Sporangium. — Fig. 9. Mikrospore. — Stark vergr. — Nach Bergon.

Auxosporenbildung rein vegetativ. Der Zellkörper wächst heran, tritt ganz oder nur zum Teile aus der Membran heraus, umgibt sich mit einer zusammenhängenden Haut, dem Perizonium, innerhalb deren erst die neue Membran entsteht. Vergleichbar mit dem Häutungsvorgange der *Peridinieae*. (Abb. 54.)

Sexuelle Fortpflanzung durch begeißelte Gameten („Mikrosporen“)¹⁶⁾, welche in wechselnder Zahl (16—128) in den Mutterzellen entstehen. (Abb. 54, Fig. 7—9 u. Abb. 55.)

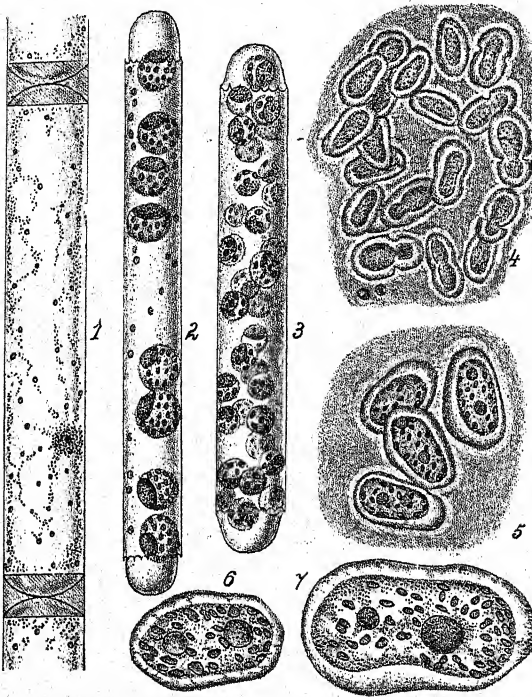


Abb. 55. „Mikrosporen“-Bildung bei *Corethron Valdiviae*. — Fig. 1. Einzelnes Individuum. — Fig. 2 u. 3. Mikrosporenbildung; 335fach vergr. — Fig. 4. Gruppe von ausgeschlüpften Mikrosporen; 250fach vergr. — Fig. 5. Zygotenkeimlinge; 335fach vergr. — Fig. 6 u. 7. Zygotenkeimlinge; 660fach vergr. — Nach G. Karsten.

Actinocyclus, *Eupodiscus*, *Auliscus* (durchwegs marin und überwiegend fossil), *Cheloniodiscus* (Abb. 56, Fig. 5) (fossil), *Valdiviella* (Abb. 53, Fig. 1) (marin), *Gossleriella* (Abb. 53 Fig. 2) (marin).

b) *Solenoidae*. Zellen stabförmig, mehrfach länger als dick, von kreisförmigem Querschnitt. Durchwegs marine Gattungen und Planktonformen, z. B. *Lauderia*, *Rhizosolenia*, *Corethron* (Abb. 55) (marin).

c) *Biddulphioidae*. Zellen büchsenförmig. Schalen mit Buckeln oder Hörnern. Querschnitt elliptisch, polygonal, seltener kreisförmig. — *Terpsinoë* marin und im Süßwasser, alle anderen marin, viele fossil; formenreiche Gattungen: *Chaetoceras*, *Bacteriastrum* (Abb. 50, Fig. 14), *Triceratium* (Abb. 50, Fig. 13), *Biddulphia* (Abb. 50, Fig. 11 u. Abb. 54), *Hemiaulus*, *Euodia* u. a.

d) *Rutilarioideae*. Schalen schiffchenförmig. — *Rutilaria* (marin und fossil).

Die Reduktionsteilung erfolgt wahrscheinlich unmittelbar nach der Kopulation der Gameten, demnach sind die *Centricae* Haplobionten.

Bei einzelnen Formen abweichend gebaute Ruhestadien.

a) *Discoideae*. Zellen flache Scheiben oder kurze Büchsen. Querschnitt kreisförmig. Ohne Hörner und Buckel. Formenreiche Gattungen sind: *Melosira* (z. B. *M. granulata*, *varians* im Süßwasser sehr verbreitet, *M. Montagnei*, *nummuloides* marin), *Stephanopyxis* (marin und fossil), *Syndetocystis* (fossil) (Abb. 56, Fig. 3), *Thaumatonema* (fossil) (Abb. 56, Fig. 1), *Cyclotella* (z. B. *C. striata* marin, *C. Kützingeriana* im Süßwasser), *Coscinodiscus* (marin und fossil), *Stictodiscus* (marin und fossil), *Actinopterychus* (Abb. 50, Fig. 12) (marin und fossil), *Antelminella gigas* (marin), die größte Bacillariacee, *Aulacodiscus* (Abb. 56, Fig. 4) (marin und fossil),

¹⁶⁾ Vgl. Karsten G., Die sog. Mikrosporen der Planktondiat., etc. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXII., 1904 und die dort zitiert. Lit. — Peragallo H., Sur la quest. des spores d. Diat. Soc. sc. d'Arcachon, VIII., 1905. — Bergon P., Bull. d. l. soc. bot. de France, 1907. — Schiller J., Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXVII., Bd., 1909. — Pavillard J., Bull. d. l. Soc. bot. de Fr., LXI., 1914.

2. Unterklasse. Pennatae.

Zellform nicht zentrisch, meist langgestreckt, stabförmig bis elliptisch, oft schiffchenförmig; Skulpturen fiederig. Chromatophoren in geringer Zahl

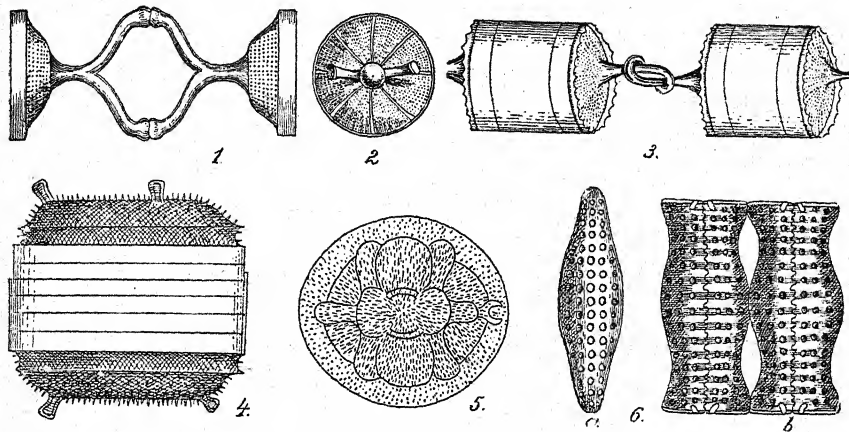


Abb. 56. Fossile Bacillarieen. — Fig. 1. *Thaumatonema barbadense*, Gürtelansicht. — Fig. 2. *T. costatum*, Schalenansicht. — Fig. 3. *Synetocystis barbadensis*, Gürtelansicht. — Fig. 4. *Aulacodiscus scaber*, Gürtelansicht. — Fig. 5. *Chelonioidiscus ananiensis*, Schalenansicht. — Fig. 6. *Terebraria barbadensis*, a Gürtel-, b Schalenansicht. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1, 2, 6 nach Greville, 3 nach Van Heurck, 4 nach Schmidt, 5 nach Pantocsek.

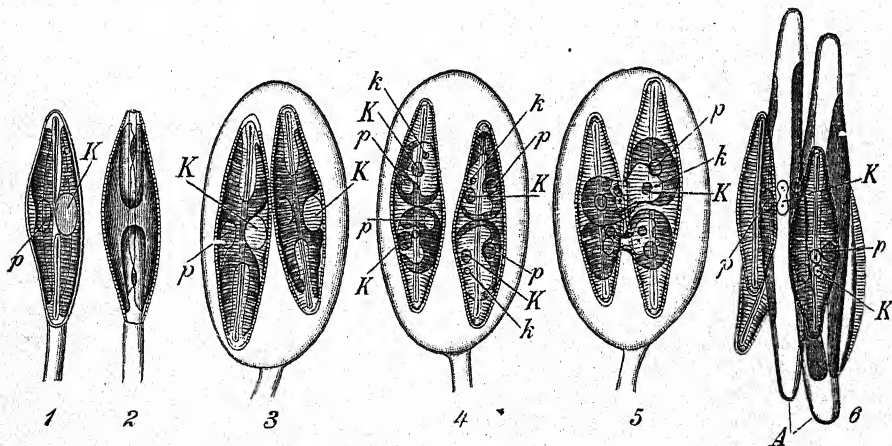


Abb. 57. Auxosporenbildung von *Brebissonia Boeckii* in aufeinanderfolgenden Stadien. — Fig. 1. Schalenansicht, Fig. 2 Gürtelansicht eines Individuums; K = Zellkern, p = Pyrenoid, k = Kleinkern, A = Auxosporen; 490fach vergr. — Nach G. Karsten.

und von verschiedener Gestalt, seltener zahlreich. Die Auxosporenbildung steht in Verbindung mit einem sexuellen Vorgange. Es lassen sich vier Typen der Auxosporenbildung unterscheiden¹⁷⁾: 1. Es entstehen zwei Auxosporen

¹⁷⁾ Vgl. Klebahn H., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29. — Karsten G., Unters. üb. Diat., I–III. Flora, 1896–1897; Diat. d. Kieler Bucht. Wissensch. Meeres-Unters., IV., 1899; ferner in Flora, 1900; Zeitschr. f. Bot., IV., 1912.

aus zwei Mutterzellen unter wechselseitiger Kopulation der beiden in den Mutterzellen gebildeten Tochterzellen (vgl. Abb. 57) (*Brebissonia*, *Navicula*, *Cymbella*); 2. es verschmelzen zwei Mutterzellen zu einer Auxospore (*Suriella*, *Cocconeis*); 3. es entstehen zwei Auxosporen aus einer Mutterzelle (*Rhabdonema arcuatum*); 4. es entsteht eine Auxospore aus einer Mutterzelle (*Rhabdonema adriaticum*). Bei den Typen 1 und 2 sind die sexuellen Vorgänge klar; aber auch bei den anderen Typen deuten Teilungsvorgänge der Kerne darauf hin, daß es sich um apogam gewordene Fälle handelt. Die Reduktionsteilung findet vor der Kopulation statt¹⁸⁾, demnach sind die vegetativen Stadien diploid und die *Pennatae* überhaupt Diplobionten. Mikrosporen fehlen ganz.

a) *Fragiarioideae*. Schalen ohne Raphe, aber mit Mittellinie. — Verbreitete Gattungen: *Rhabdonema* (marin), *Tabellaria* (im Süßwasser z. B. *T. flocculosa* und *T. fenestrata*, marin z. B. *T. unipunctata*), *Grammatophora* (Abb. 50, Fig. 3) (marin z. B. *G. maxima*), *Licmophora* (marine Küstenformen), *Meridion* (Abb. 50, Fig. 5) (*M. circulare* häufig im Süßwasser), *Diatoma* (Abb. 50, Fig. 7) (*D. vulgare* und *D. elongatum* im Süßwasser sehr häufig), *Plagio-gramma* (marin), *Fragilaria* (Abb. 50, Fig. 4) (*F. virescens* sehr häufige Süßwasserform, andere Arten marin), *Synedra* (Abb. 50, Fig. 1) (*S. ulna* sehr häufige Süßwasserform, andere Arten marin und im Süßwasser), *Eunotia* (*E. arcus*, *gracilis*, *diodon* u. a. im Süßwasser). — *Terebraria* (Abb. 56, Fig. 6) fossil.

b) *Achnantheidae*. Eine Schale mit Raphe, die zweite mit Mittellinie. — *Achnanthes* (marin und im Süßwasser), *Cocconeis* (z. B. *C. pediculus* sehr verbreitete epiphytische Süßwasserart, marin sind *C. scutellum*, *placentula* u. a.).

c) *Naviculoideae*. Beide Schalen mit Raphe, Raphe in der Mitte der Schale verlaufend. — Größte Gattung der ganzen Gruppe ist *Navicula* mit zahlreichen im Süß-, Brack- und Seewasser vorkommenden Arten (Abb. 50, Fig. 2). Mehrere Artengruppen wurden auch als eigene Gattungen abgetrennt, so *Pinnularia* (Abb. 49 u. 52, *P. viridis*, *nobilis* u. a. im Süßwasser), *Schizonema* (marin, Abb. 50, Fig. 9), *Brebissonia* (Abb. 57), *Stauroneis* u. a. — *Pleurosigma* (Abb. 50, Fig. 6) (*P. angulatum* und *P. balticum* brackisch, berühmte Testobjekte, *P. acuminatum*, *P. attenuatum* im Süßwasser), *Gomphonema* (Abb. 50, Fig. 10) (zumeist im Süßwasser, z. B. *G. geminatum*, *constrictum*, *capitatum* u. a.), *Cymbella* (Abb. 50, Fig. 8) (Süßwasser, z. B. *C. Ehrenbergii*, *lanceolata* u. a.), *Amphora* (im Süß-, Brack- und Seewasser, im letzteren z. B. *A. ovalis* verbreitet), *Epithemia* (z. B. *E. gibba*, sorex häufige Süßwasserformen), *Nitzschia* (z. B. *N. denticula* u. a. im Süßwasser, viele Arten marin).

d) *Surirelloideae*. Raphen in seitlichen Flügelkielen versteckt. — *Cymatopleura* im Süß- und Brackwasser (z. B. *C. solea*), *Surirella* (z. B. *S. biseriata*, *splendida* im Süß- und Brackwasser), *Campylodiscus* mit vielen marinen Arten, *C. noricus*, *hibernicus* u. a. im Süßwasser.

3. Klasse. Conjugatae¹⁹⁾.

Einzellig; einzeln oder in fadenförmigen, seltener klumpenförmigen Cönobien lebend. Die Zellen besitzen eine Zellulosemembran, welche bei vielen Formen deutlich Poren aufweist, durch welche Ausstülpungen hervor-

¹⁸⁾ Karsten G., Üb. d. Red.-Teil. bei *Surirella*. Zeitschr. f. Bot., IV., 1912.

¹⁹⁾ Vgl. De Bary A., Untersuchungen über die Familie der Conjugatae, Leipzig 1858. — Wille in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I.T., 2. Abt., 1890. — De Toni G. B., Sylloge Algarum, I., 1889. — Oltmanns F., Morphol. u. Biol. d. Alg., I., 1904. — Wisse-lingh C., Über d. Kernstrukt. etc. bei *Closterium*. Beih. bot. Zentralbl., XXIX., 1913. — Merriman M. L., Nach. divis. of *Spirogyra*. Bot. Gaz., LXI., 1916. — Speziell für Desmidiaceen

treten, von denen eine das Individuum umhüllende Gallertschicht ausgeschieden wird (Abb. 58, Fig. 14—16); eine solche Gallertschicht ist auch bei jenen Formen zu konstatieren, bei denen Poren nicht nachweisbar sind. Bei den einzeln lebenden Formen (Desmidiaceen) ist die Membran häufig aus zwei Stücken zusammengesetzt (Abb. 58, Fig. 10), deren Begrenzung einen zentralen Gürtel bildet oder es kommt geradezu zur Ausbildung von Gürtelbändern; in anderen Fällen ist eine Zweiteilung der Zelle wenigstens durch eine Einschnürung oder durch eine streng symmetrische Verteilung des Zellinhaltes angedeutet. Der Zellinhalt weist zumeist zentralen Kern und plattenförmige, bandförmige, sternförmige oder zylindrische Chromatophoren auf, welche durch Chlorophyll tingiert, daher grün sind; sie enthalten meist Pyrenoide in wechselnder Zahl. Stärke ist fast stets vorhanden; in den Zygoten auch fettes Öl. Ein konstanter Inhaltskörper sind die Karyoide (Eiweißkörper) (Abb. 58, Fig. 3, K). Vielfach finden sich Vakuolen von bestimmter Lage.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung und durch Kopulation; Schwärmsporen fehlen. Bei der Kopulation²⁰⁾ (vgl. Abb. 58, Fig. 4—6, Abb. 59, Fig. 3 u. 4) sind ruhende Zellen ohne oder mit angedeuteter morphologischer Verschiedenheit beteiligt; sie beginnt mit dem Austreiben von Kopulations-schläuchen, welche bis zur Berührung aufeinander zuwachsen oder mit dem Aneinanderlegen von Zellen; nach erfolgter Auflösung des zwischenliegenden Membranstückes findet Verschmelzung der Protoplasten statt. Die Zygo-sporen entstehen in einer der beiden kopulierenden Zellen (Abb. 59, Fig. 3) oder zwischen denselben (Abb. 59, Fig. 6). Sie haben den Charakter von Dauersporen, besitzen derbe Membranen, weisen im Innern in großer Menge Reservestoffe (Stärke, vor der Keimung besonders Fette, Schleimkügelchen) auf und keimen erst nach längerer Ruhezeit; häufig besitzen sie recht auffallende Membransculpturen (Warzen, Stacheln u. dgl., vgl. Abb. 58, Fig. 2). Zuweilen werden auch ohne Kopulation Dauersporen von der Form der Zygoten gebildet (Parthenogenese). Die Teilung findet meistens in derselben Richtung statt; sie erfolgt in der durch die Trennungslinien der Zellhälften, durch die Einbuchtungen der Membran oder die Lage des Kernes

Ralfs J., The British *Desmidiaceae*, London 1848. — Lundell, *Desmid.*, quae in Suec. invent. sunt, Upsala 1871. — Delponte, Specimen Desmidiacearum subalp., Turin 1876 bis 1878. — Wolle F., *Desmid.* of Unit. States, Bethlehem 1884. — Hauptfleisch P., Zellmembran und Hüllgallerte der Desm., Greifswald 1888. — Nordstedt C. F. O., Index Desmidiacearum, Berlin 1896. — Lütkenmüller J., Die Zellmembran der Desmid. Beitr. z. Biolog. d. Pfl., VIII., 1902. — Schroeder B., Unters. üb. d. Gallertbild. d. Alg. Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg, 1902. — West W. u. G. S., A monogr. of the brit. *Desm.*, 1904—1912.

²⁰⁾ Üb. Kopulation u. Keimung vgl. Klebahn H., Üb. d. Zygo-sp. einig. Conjugaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., VI., 1888; Studien üb. Zygoten. Jahrb. f. wiss. Bot., XXII., 1891. — Karsten G., in Handw. d. Naturw., II., 1912. — Trondt A., Üb. Red.-Teil. in d. Zygoten v. *Spirogyra*. Zeitschr. f. Bot., III., 1911. — Kurssanow L., Über Befruchtg. etc. bei *Zygnema*. Flora, 1912. — Kauffmann H., Entw. v. *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Bot. VI., 1914.

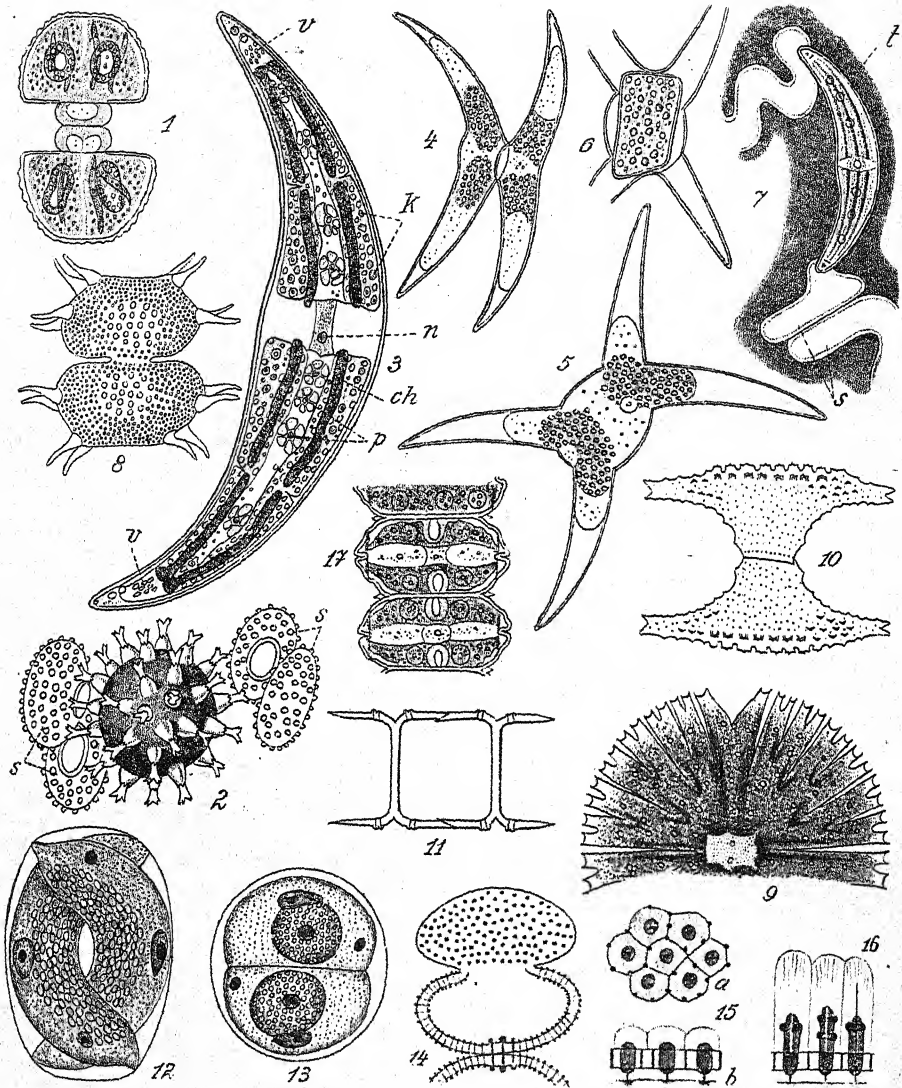


Abb. 58. Desmidiaceae. — Fig. 1. *Cosmarium botrytis* in beginnender Teilung. — Fig. 2. Zygospore v. *C. margaritifera* mit entleerten Schalenhälften s. — Fig. 3. *Closterium moniliferum*; n Kern, ch Chromatophor, p Pyrenoide, v Vakuolen, k Karyoide. — Fig. 4 bis 6. Kopulation v. *Cl. parvulum*. — Fig. 7. *Closterium*, in Tusch (t) eingelegt, um die Schleimabsonderung s zu zeigen. — Fig. 8. *Xanthidium fasciculatum*, leere Membran. — Fig. 9. Halbe Zelle v. *Micrasterias rotata*. — Fig. 10. Leere Membran v. *Staurostrum bicornis*. — Fig. 11. *Hyalotheca mucosa*, Zelle im opt. Längsschn., die Zusammensetzung der Membran zeigend. — Fig. 12. Keimung der Zygote v. *Closterium*, jeder Keimling mit Groß- und Kleinkern. — Fig. 13. Keimung der Zygote v. *Cosmarium*, ebenso. — Fig. 14. *Sphaerosoma* sp., der Porenapparat ist deutlich sichtbar gemacht. — Fig. 15. Zellhaut v. *Cosmarium turgidum* mit deutlich gemachtem Porenapparat, a Flächenbild, b Durchschn. — Fig. 16. Zellhautquerschnitt v. *Xanthidium armatum* mit Porenapparat. — Fig. 17. *Desmidium Grevillei*. Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1, 4–6 nach De Bary, 2, 8 nach Ralfs, 3 nach Palla, 7 nach Schroeder, 9 nach Naegeli, 10, 11 nach Hauptfleisch, 12, 13 nach Klebahn, 14–16 nach Lütke Müller.

gekennzeichneten Mitte. Bewegungserscheinungen sind insbesondere von nicht in Cönobien lebenden Formen bekannt, doch ist auch bei Cönobionten eine gleitende Bewegung zu beobachten. Geißeln und Plasmaströme an der Außenseite der Zelle sind nicht beobachtet worden; bei der Bewegung scheinen die Schleimausscheidungen eine Rolle zu spielen.

Die Konjugaten bilden eine sehr einheitliche, in sich geschlossene Entwicklungsreihe. Sie sind wohl, wie die *Peridinieae* und *Bacillarieae* Flagellatenabkömmlinge, doch stehen sie infolge des vollständigen Schwindens begeißelter Stadien den heutigen Flagellaten schon recht ferne.

Der Entwicklungszyklus der meisten Formen ist vollständig geklärt. Die Reduktionsteilung findet unmittelbar nach der Zygotenbildung statt, die vegetativen Stadien sind haploid, die Konjugaten mithin Haplobionten.

Die Klasse zerfällt in drei leicht zu unterscheidende, aber durch deutliche Übergänge miteinander verbundene Familien:

1. Familie. *Mesotaeniaceae*. Einzelindividuen oder ballenförmige Cönobien. Zellmembran einfach. Chromatophoren band-, platten- oder sternförmig. Bei der Kopulation vereinigen sich zwei Zellen oder jede bildet zwei Gameten, welche mit denen einer anderen Zelle kopulieren²¹). Aus einer Zygote gehen vier Keimlinge²²) hervor.

Süßwasserbewohner: *Mesotaenium*, *Cylindrocystis*. — *Ancyronema* mit rotem Zellsaft, z. B. *A. Nordenskiöldii* auf Eis und Schnee.

2. Familie. *Desmidiaceae*. (Abb. 58.) Zumeist einzeln lebend, nur bei wenigen Gattungen fadenförmige oder klumpenförmige Cönobien bildend. Zellmembran zweiteilig oder wenigstens mit deutlicher Einschnürung in der Mitte, fast stets skulpturiert. Chromatophoren plattenförmig oder \pm in Platten geteilt. Bei der Kopulation wird der ganze Inhalt der kopulierenden Zellen zur Bildung der Zygote verwendet. Nur in einzelnen Fällen vorhergehende Zweiteilung. Aus jeder Zygote gehen zwei Keimlinge hervor (Abb. 58, Fig. 12 u. 13).

Desmidiaceen finden sich nur im Süß- und Brackwasser und fehlen dem Meere; sie sind über die ganze Erde verbreitet und finden sich insbesondere in kleineren kalkarmen Wasseransammlungen (in Torfmooren u. dgl.) oft in großer Menge. Verbreitete Gattungen sind: *A.* Zellen einzeln lebend: *Penium* und *Closterium* ohne Einschnürung in der Mitte, letzteres mit \pm halbmondförmigen Zellen (z. B. *C. lunula*, *C. rostratum*, Abb. 58, Fig. 3–7). — Alle im folgenden genannten Gattungen zeigen um die Mitte eingeschnürte Zellen. *Pleurotaenium* und *Docidium* stabförmig, z. B. *P. trabecula* und *D. baculum*. — *Staurostrum*, von einem Pole betrachtet 3–5eckig, z. B. *S. muticum*, *polymorphum*. — *Cosmarium*, *Euastrum*, *Micrasterias* vom Pole betrachtet nicht eckig, \pm abgeflacht. Ersteres mit ungeteilten Hälften (Abb. 58, Fig. 1) (z. B. *C. botrytis*, *C. Meneghinii*), die beiden anderen mit gelappten Halbzellen (Abb. 58, Fig. 9) (häufige Arten: *E. verrucosum*, *binale*, *M. rotata*, *truncata*). — *Xanthidium* (Abb. 58, Fig. 8). — *Oocardium*. Einzelzellen am Ende verkalkter, schleimerfüllter Röhren. — *B.* Zellen zu Reihen vereinigt: *Hyalotheca* ohne Ein-

²¹) Über die Frage, ob bei der Bildung von zwei Gameten vor der Kopulation nicht Reduktionsteilung stattfindet, mithin eine Analogie mit den *Bacillarieae-Pennatae* vorhanden ist vgl. die auf S. 111 zitierten Abhandl. v. Karsten u. Kauffmann.

²²) Über einen Ausnahmefall vgl. Pascher A. in Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXII., 1914.

schnürung an der Zellmitte, z. B. *H. mucosa* und *H. dissiliens* sehr häufig. — *Desmidium* (z. B. *D. Grevillei* Abb. 58, Fig. 17), *Sphaerososma* u. a. mit Einschnürung an der Zellmitte.

3. Familie. **Zygnemataceae.** (Abb. 59.) Zellen zu unverzweigten Fäden verbunden; Fäden ohne auffallenden Unterschied zwischen Basis und Spitze, zumeist schwimmend und nicht festsitzend. Zellmembran glatt, ohne Einschnürung und Teilung in der Mitte. Der ganze Inhalt der kopulierenden Zellen geht in die Zygospore über oder ein Teil verbleibt als vegetative Zelle;

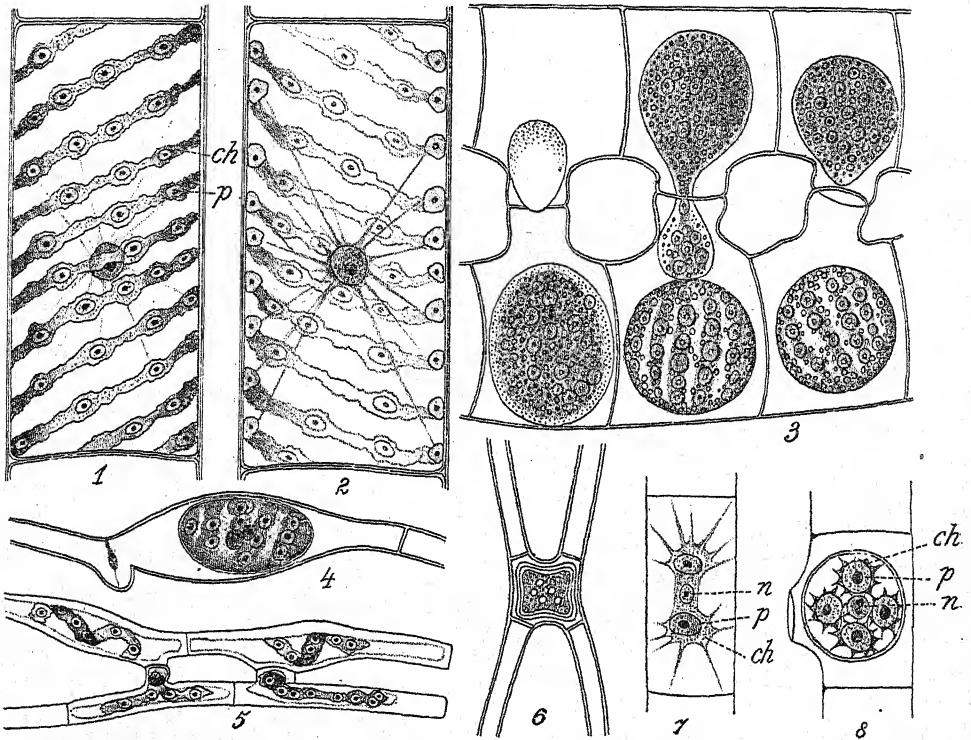


Abb. 59. Zygnemataceae. — Fig. 1. *Spirogyra crassa*, Zelle bei Einstellung auf den Chromatophor *ch*, *p* Pyrenoide. — Fig. 2. Dieselbe Zelle bei tieferer Einstellung, der Kern tritt deutlich hervor. — Fig. 3. Kopulation von *Sp. Heeriana*. — Fig. 4. Zygotenbildung von *Sp. tenuissima*; Kopulation seitlich. — Fig. 5. *Sp. tenuissima* mit „leiterförmiger“ Kopulation. — Fig. 6. Zygote v. *Mougeotia calcarea*. — Fig. 7 u. 8. *Zygnema*; 7 vegetative Zelle, 8 Zelle mit Zygote; *n* Kern, *p* Pyrenoid, *ch* Chromatophor. — Vergr. — Fig. 3 nach De Bary, 1, 2, 4–8 Original.

stets aber bildet jede Zelle nur einen Gameten. Aus der Zygote geht nur ein Keimling hervor.

Im süßen und schwach brackischen Wasser sehr verbreitet. — *Spirogyra* (Abb. 59, Fig. 1–5), ein oder mehrere Chromatophoren in jeder Zelle, schraubig verlaufende grüne Bänder darstellend. Verbreitete Arten: *S. quinana*, *arcta*, *porticalis* mit einem Schraubenspirale, *S. nitida*, *crassa*, *rivularis* u. a. mit 2–10 Bändern. — *Zygnema* (Abb. 59, Fig. 7 u. 8), in jeder Zelle zwei sternförmige Chromatophoren: *Z. stellinum*, *pectinatum*, *ericetorum* u. a. — *Mougeotia* (Abb. 59, Fig. 6) mit mehreren häufigen Arten, so *M. parvula*, *tenuis*, *viridis*, *gracillima*.

IV. Stamm. Phaeophyta, Braunalgen¹⁾.

Vielzellige, wasserbewohnende Pflanzen, deren vegetative Zellen immer einen Zellkern, eine deutliche Membran und — soferne sie der Assimilation dienen — einen dem Chlorophyll nahestehenden, an Chromatophoren gebundenen, als brauner oder gelber Farbstoff erscheinenden Körper (Phaeophyll)²⁾ enthalten.

Der Thallus weist große Mannigfaltigkeit auf; bei den einfachsten Formen fadenförmig, verzweigt oder scheibenförmig, ohne Differenzierung in scharf umschriebene vegetative Organe, zeigt er anderseits bei zahlreichen Formen eine deutliche und überaus regelmäßige Gliederung. Er weist dann oft der Befestigung dienende, wurzelähnliche Organe (Rhizoide), stengelähnliche Träger (Cauloide) und flächig verbreiterte, oft sehr regelmäßig gestaltete Teile (Phylloide) auf; auch eigene Schwimmorgane kommen vor. Der Aufbau des Thallus geht entweder von einer Scheitelzelle oder einer Scheitelzellenreihe aus oder es findet interkalares Wachstum statt. Der anatomische Bau zeigt — entsprechend dem Wasserleben — oft eine

¹⁾ Vgl. Hauck F., Die Meeresalgen, 1885. — Reinke J., Algenflora der westlichen Ostsee, 1889; Atlas deutscher Meeresalgen, 1889—1892. — Kjellman F. R., Handbok i Skandinavians Hafsalgflora. I, 1890; in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., 2. Abt., 1891—1893 und die dort zitierte Literatur; Svedelius N. in Nachträge hiezu 1909. — De Toni, Sylloge Algarum, III, 1895. — Sauvageau C., Observ. rel. à la sex. d. Phéospor. Journ. de bot., 10., 1896; Les Cutleriac. et leur altern. de gen. Ann. sc. nat., Bot., 8. Ser., 10., 1899. — Strasburger E., Keimteil u. Befrucht. bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot., XXX., 1897. — Farmer J. B. and Williams J., Contrib. to our knowl. of the *Fucaceae*. Philos. Transact., 190., 1898. — Reinke J., Stud. z. vgl. Entwicklgesch. d. Lam., 1903. — Oltmanns F., Morphol. u. Biol. d. Alg., I, 1904 und die dort zit. Literatur. — Simons E., A morphol. study of *Sargassum filip*. Botan. Gaz., XLI., 1906. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., I, 1907. — Skottsberg C., Zur Kenntn. d. subantarkt. etc. Meeresalgen, I. Wiss. Ergeb. d. schwed. Südpolar-Exp., IV. Bd., 1907. — Yendo K., The *Fucaceae* of Japan. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo, XXI., 1907. — Kniep H., Beitr. z. Keimungs-Physiol. etc. v. *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot., XLIV., 1907. — Tahara M., Oogon. liberat. and embryog. of some foc. Alg. Journ. coll. sc. Univ. Tokyo, XXXII., 1913. — Pechoutre F., La sexual. heterog. der Lamin. et la reprod. chez l. Alg. phéosp. Rev. gen. d. sc., 1916. — Kylin H., Stud. üb. d. Entw.-gesch. v. Phaeophyc. Sv. bot. Tidskr., Bd. 12, 1918. — Roe M. L., The developm. of the concept. in *Fucus*. Bot. Gaz., LXI., 1916.

²⁾ Vgl. Molisch H., Über den braun. Farbstoff d. Phaeoph. Bot. Zeitg., LXIII., 1905. — Willstätter R. u. Page H. J., Üb. d. Pigmente d. Braunalgen. Ann. d. Ch., 404. Bd., 1914.

nur geringe Differenzierung; bei den höher stehenden Formen (*Laminariaceae*, *Fucaceae*) kommt es aber zu einer ziemlich weitgehenden Gewebedifferenzierung (Abb. 60). Im allgemeinen findet sich hier ein Rinden- und ein Zentralgewebe. Die peripheren Teile des Rindengewebes fungieren als Assimilationsgewebe. Der innerste Teil des Zentralgewebes fällt durch seine lockere Beschaffenheit auf und wird als Mark bezeichnet. Im Zentralgewebe ist auch vielfach eine Differenzierung in Markzellen (vorherrschend leitende Elemente) und „Hyphen“ (vorherrschend mechanische Elemente) zu konstatieren.

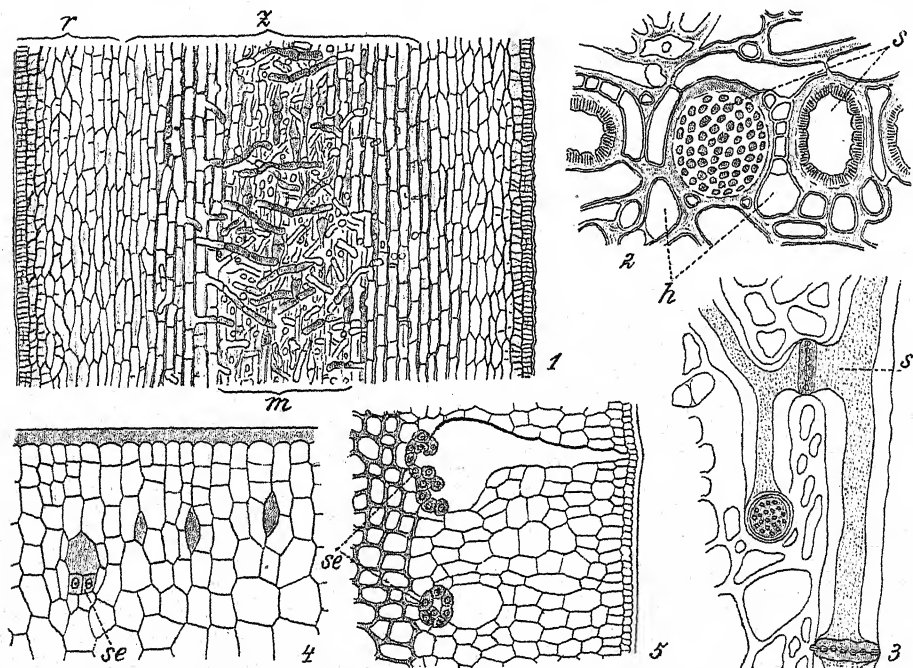


Abb. 60. Anatomischer Bau einiger hochorganisierter Phaeophyten. — Fig. 1. Längsschnitt durch das Cauloid einer *Laminaria*, die Gliederung in Rindengewebe (*r*) und Zentralgewebe (*z*), sowie das Mark (*m*) in diesem zeigend. — Fig. 2. Querschnitt durch ein Cauloid v. *Macrocyctis*; *s* Siebzellen, *h* „Hyphen“. — Fig. 3. Längsschnitt davon. — Fig. 4. Anlage der Schleimgänge v. *Laminaria Cloustoni*. — Fig. 5. Ältere Schleimgänge davon; *se* Sekretzellen. — Vergr. — Fig. 1 nach Oltmanns, 2 nach Wille, 3 nach Oliver, Fig. 4 u. 5 nach Guignard.

Erstere sind häufig als „Siebzellen“ ausgebildet. Von sonstigen histologischen Differenzierungen sind die Schleimgänge zu erwähnen³⁾ (vgl. Abb. 60, Fig. 4

³⁾ Über den anat. Bau der höheren Phaeophyten vgl. insbes.: Reinke J., Beitr. z. Kennt. d. Tange. Jahrb. f. wiss. Bot., 1876. — Wille J. N. F., Siebhyphen b. Algen. Ber. d. d. bot. Ges., 1885; Bidr. till Algern. Physiol. Anat. Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl., XXI., 1885. — Will H., Zur Anatomie von *Macrocyctis*. Bot. Zeitung, 1884. — Rosenthal O., Zur Kenntn. v. *Macrocyctis* etc. Flora, 1890. — Oliver F. W., On the oblit. of the Sieve-tub. in *Lam.* Ann. of Bot., I., 1887. — Sykes M. G., Anat. and Hist. of *Macrocyctis*. Ann. of Bot., XXII., 1908. — Sauvageau C., Rech. s. l. Lam. d. c. de la France. Mem. acad. Paris, T. 56, 1918.

u. 5). Inkrustation des Thallus mit Kalk ist selten; häufig zeigen die Membranen die Tendenz zur Gallertbildung. Als Assimilationsprodukt tritt Öl, niemals Stärke auf.

Die Fortpflanzungsverhältnisse sind noch bei vielen Formen nicht vollständig bekannt. Es gibt geschlechtliche Fortpflanzung in verschiedener Art der Ausbildung. Bei den in dieser Hinsicht höchst organisierten Formen finden sich Oogonien und Antheridien, welche letztere bewegliche Spermatozoiden entwickeln, welche die aus den Oogonien freigewordenen, membranlosen oder von einer schleimigen Hülle umgebenen unbeweglichen Eizellen befruchten (*Fucaceae*, *Laminariaceae* u. a.); es gibt Formen, bei welchen sowohl die weiblichen, als auch die männlichen Zellen bewegliche Geschlechtsorgane (Gameten) von deutlicher morphologischer Verschiedenheit (große ♀ Gameten, kleine ♂ Gameten) ausbilden; endlich gibt es Formen mit kopulierenden Gameten ohne morphologische Verschiedenheiten. Neben diesen geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen gibt es bei vielen Formen ungeschlechtliche Zoosporen oder unbewegliche Sporen. Auch Gameten können sich bei ausbleibender Kopulation wie Zoosporen verhalten und keimen. Zoosporen, Gameten und Spermatozoiden besitzen je zwei seitlich stehende Wimpern. Außer der Vermehrung durch Zoosporen findet sich bei vielen Formen noch ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Fragmentation des Thallus, sowie durch regelmäßig auftretende Ableger.

Für viele Phaeophyten ist ein deutlicher antithetischer Generationswechsel⁴⁾ nachgewiesen worden mit entwicklungsgeschichtlich sehr beachtenswerten Beziehungen der beiden Generationen zueinander. Einige Beispiele sollen die Verhältnisse klarlegen (vgl. Abb. 61):

Bei *Cutleria*⁵⁾ finden sich zweierlei verschiedene Formen, eine in einer Ebene reich verzweigte, Sexualorgane tragende Form (*Cutleria*-Form) und eine krustenförmige, Sporangien tragende (*Aglaozonia*-Form). Erstere ist haploid (bei *C. multifida* 24 Chromosomen), letztere diploid (frühere *A. reptans* mit 48 Chromosomen). Die Reduktionsteilung tritt bei der Bildung der Zoosporen ein⁶⁾. Der Gametophyt (*Cutleria*) erscheint höher organisiert als der Sporophyt.

Bei *Dictyota dichotoma*⁷⁾ treten drei Kategorien von Individuen auf, die morphologisch im allgemeinen gleich sind: männliche mit Antheridien, weibliche mit Oogonien, ungeschlechtliche mit Tetrasporangien. Die ♂ und ♀ Individuen sind haploid (16 Chromosomen), die ungeschlechtlichen diploid (32 Chromosomen); erstere stellen den Gametophyten, letztere den

⁴⁾ Vgl. Bonnet J., Reprod. sex. et alt. d. gen. chez les Algues. Progr. rei bot., V. Bd., 1917.

⁵⁾ Yamanouchi S., The life hist. of *C. Bot. Gaz.*, 54. Vol. 1912. u. die dort zit. Lit.

⁶⁾ Über Abweichungen von diesem Verhalten vgl. Bonnet a. a. O.

⁷⁾ Mottier D. M., Nucl. and cell.-div. in *Dictyota*. Ann. of Bot., 14. Vol., 1900. — Williams J. L., Stud. i. the *Dictyot.* I et II. Ann. of Bot., 18. Vol., 1904. — Hoyt W., Altern. of gen. and sex in *D. Bot. Gaz.*, 50. Vol., 1910.

Sporophyten dar; Gametophyt und Sporophyt stehen auf gleicher Organisationshöhe. Die Reduktionsteilung erfolgt bei der Bildung der Tetrasporen. Ähnlich verhalten sich *Zanardinia*⁸⁾, *Padina*⁹⁾ u. a.

Bei *Laminaria*¹⁰⁾ (ebenso bei *Saccorhiza*, *Alaria*, *Chorda* u. a.) finden sich winzige, wenigzellige Geschlechtspflanzen (Abb. 66), und die bekannten großen und derben ungeschlechtlichen Pflanzen. Der Gametophyt erscheint also hier reduziert.

Bei *Fucus*¹¹⁾ endlich erscheint der Generationswechsel fast aufgehoben, die ganze Pflanze ist mit Ausnahme der Geschlechtszellen diploid, ist also dem Sporophyten homolog. Die Pflanze ist vom Typus von *Laminaria* ab-

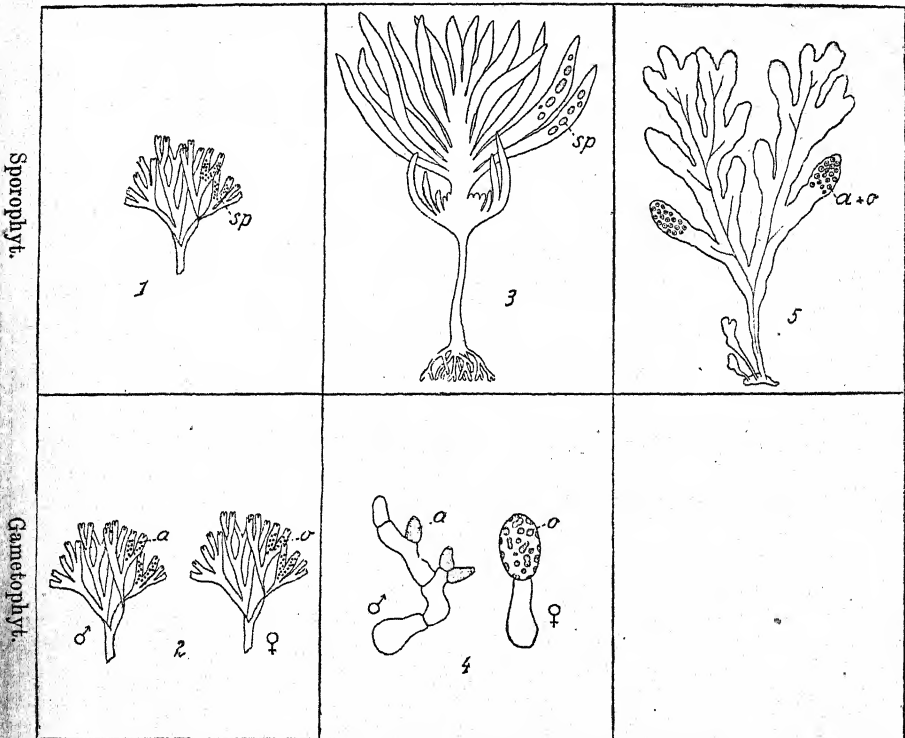


Abb. 61. Schematische Darstellung des Generationswechsels einiger Phaeophyten. — Fig. 1 u. 2. *Dictyota*. — Fig. 3 u. 4. *Laminaria*. — Fig. 5. *Fucus*. — *a* Antheridien, *o* Oogonien, resp. Eizellen, *sp* Sporangien. — Original.

⁸⁾ Yamanouchi S., The life hist. of *Z.* Bot. Gaz., 56. vol., 1913.

⁹⁾ Wolfe J. J., Altern. and parth. in *Padina*. Journ. Elisha Mitch. sc. soc., XXXIV., 1918.

¹⁰⁾ Sauvageau C. in C. R. de l'Acad. Paris, 1915; Rech. s. l. *Lamin.* d. cotes de France. Mem. Acad. Paris, vol. 56, 1918. — Kylin H., Üb. d. Gen.-W. bei *Lam.* Sv. bot. Tidskr., 10. Bd., 1916; Stud. üb. die Entw. d. Phaeoph., a. a. O., 12. Bd., 1918. — Williams J. L. in Ann. of Bot., vol., XXXV., 1921.

¹¹⁾ Yamanouchi S., Mitosis u. *Fucus*. Bot. Gaz., 47. vol., 1909. — Kylin H., Stud. üb. d. Entw. d. Phaeoph. Sv. bot. Tidskr., 12. Bd., 1918 u. die dort zitierte Literatur.

leitbar, wenn weitestgehende Reduktion und physiologische Unselbständigkeit des dem Gametophyten homologen Teiles angenommen wird.

Der außerordentlich mannigfaltige, lange noch nicht vollständig bekannte Stamm der *Phaeophyta* umfaßt nahezu ausschließlich Meeresbewohner; nur einzelne Formen finden sich im brackischen oder süßen Wasser. Manche Phaeophyten leben epiphytisch oder endophytisch auf oder in anderen Algen.

Verwandschaftliche Beziehungen zu anderen Pflanzen sind nicht nachweisbar; der Stamm der Phaeophyten steht im Pflanzenreiche isoliert da. Er hat, ohne die Fähigkeit des Lebens außerhalb des Wassers zu erlangen, eine reiche morphologische Gliederung erreicht. Als gewiß läßt sich annehmen, daß die Phaeophyten nicht etwa als relativ niedrig organisierte Vertreter einer höheren Entwicklungsreihe aufzufassen sind; dagegen gibt es heute noch Formen, welche die Ableitung der Phaeophyten von Flagellaten möglich machen; auch der Flagellaten-Bau der Gameten und Zoosporen spricht für diese Ableitung.

Die meisten Phaeophyten sind autotroph, doch gibt es auch Parasiten (besonders einzelne *Sphacelaria*-Arten).

Fossile Phaeophyten wurden in ziemlich großer Zahl beschrieben, doch ist die Algennatur der meisten ganz fraglich; wahrscheinlich gehören hierher einzelne fossile *Sargassum*-, *Cystoseirites*-, *Himanthalia*-, *Laminarites*-Arten.

Das System der Phaeophyten ist derzeit noch als ein provisorisches zu betrachten, da von vielen Formen die Fortpflanzungsorgane ganz unzulänglich bekannt sind; die folgende Aufzählung folgt in der Umgrenzung der Ordnungen Kylin, in der Umgrenzung der Familien im allgemeinen Kjellman und Svedelius.

1. Ordnung. *Phaeosporales*.

Fortpflanzungsorgane an der Oberfläche des Thallus entstehend, und zwar entweder durch seitliche Auszweigungen desselben oder durch Umwandlung peripherer Zellen in Fortpflanzungsorgane. Sämtliche Fortpflanzungszellen durch Wimpern beweglich. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Gameten, ungeschlechtliche durch Zoosporen. Generationswechsel bei einigen Familien sicher vorhanden, bei anderen fraglich.

1. Familie. *Ectocarpaceae*. Thallus fadenförmig, einfach oder verzweigt mit interkalarem Wachstum, am Grunde oft mit Haftorganen. Fortpflanzung durch Zoosporen, welche in einzelligen oder vielzelligen Sporangien entstehen, und durch morphologisch gleichartige oder dimorphe, in vielzelligen Gametangien entstehende Gameten (Abb. 62, Fig. 1 u. 2). Auch Aplanosporen.

In allen Meeren, besonders im nördlichen Atlantischen Ozean; auch im Brackwasser. — Verbreitet *Ectocarpus confervoides*, *Pylaiella*-Arten. — Endo- oder epiphytisch auf anderen Algen leben *Phycocelis*, *Streblonema* u. a. — Im Süßwasser epiphytisch *Pleurocladia lacustris*.

2. Familie. *Choristocarpaceae*. Der vorigen Familie ähnlich. Scheitelzellenwachstum. Unvollständig bekannt.

Choristocarpus, marin.

3. Familie. *Sphacelariaceae*. Scheitelzellenwachstum. Scheitelzelle auffallend groß und oft dunkel gefärbt. Thallus nicht aus einer einzigen Zellschicht bestehend, sondern in den älteren Teilen mehrschichtig, mannigfach verzweigt, mit verschiedenen Zweigkategorien, von einer Basalscheibe aus-

gehend. Fortpflanzung wie bei den beiden vorhergehenden Familien, sehr mannigfaltig.

In allen Meeren: *Sphacelaria* (z. B. *S. cirrhosa* und *S. tribuloides* weit verbreitet), *Cladostephus*, *Stypocaulon* (Abb. 62, Fig. 3 u. 4), *Halopteris* (Abb. 62, Fig. 6). — *Sphacelaria*-Arten leben häufig epiphytisch, selbst parasitisch (*S. caespitula* u. a.).

4. Familie. **Encoeliaceae**. Thallus unverzweigt oder unregelmäßig verzweigt, faden-, blasen- bis keulenförmig, am Grunde festsitzend, mit inter-

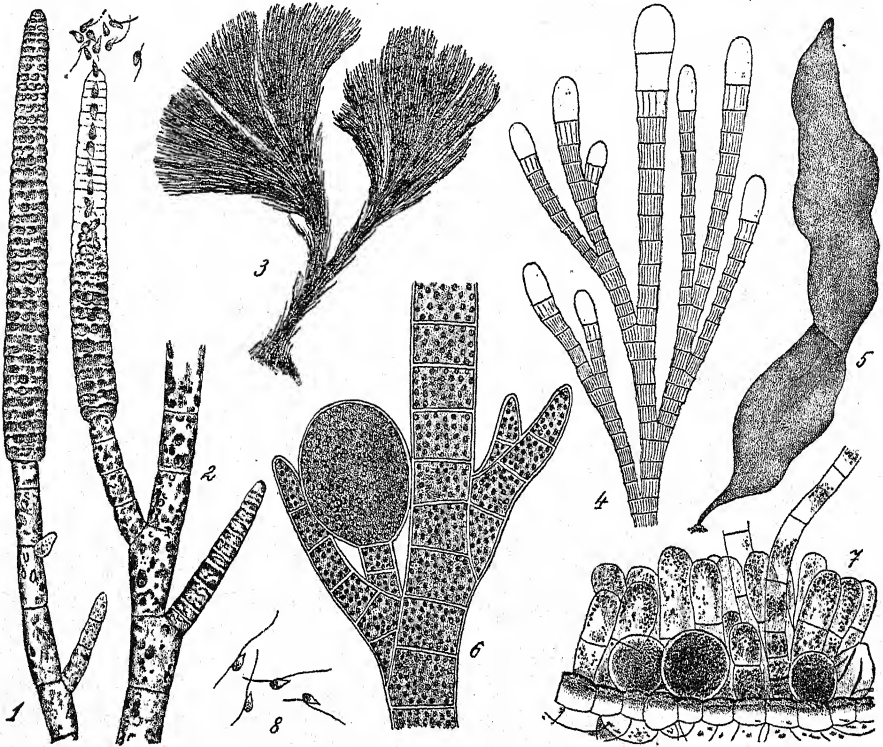


Abb. 62. Ectocarpaceae, Sphacelariaceae, Encoeliaceae. — Fig. 1 u. 2. *Ectocarpus siliculosus*. Fig. 1 mit noch geschlossenem, Fig. 2 mit sich entleerendem Gametangium; 330fach vergr. — Fig. 3 u. 4. *Stypocaulon scoparium*, Fig. 3 in nat. Gr., Fig. 4. Schema des Thallusaufbaues. — Fig. 5. *Petalonia fasciata*; nat. Gr. — Fig. 6. *Halopteris filicina*, Zoosporangium; 280fach vergr. — Fig. 7. *Asperococcus bullosus*, Sporangien; 165fach vergr. — Fig. 8. Zoosporen. — Fig. 1 u. 2 nach Thuret, Fig. 3 u. 4 nach Hauck, Fig. 6 nach Pringsheim, Fig. 7 nach Bornet, Fig. 8 Original.

kalarem Wachstum. Fortpflanzungsorgane ähnlich wie bei den vorigen Familien, aus einzelnen Oberflächenzellen hervorgehend (Abb. 62, Fig. 7).

Verbreitet in allen Meeren, z. B. *Punctaria plantaginea*, *Scytosiphon lomentarius*, *Petalonia* (= *Phyllitis*) *fasciata* (Abb. 62, Fig. 5).

5. Familie. **Striariaceae**. Der vorigen Familie ähnlich; Thallus regelmäßig verzweigt.

Striaria attenuata im Atlantischen Ozean und Mittelmeer.

6. Familie. *Desmarestiaceae*. Den beiden vorigen Familien ähnlich, aber mit einem unter der Spitze liegenden Vegetationspunkte wachsend und eine Gewebebildung dadurch erfahrend, daß aus der Basalzelle der Verzweigungen entstehende und sich verzweigende Zellfäden um die primären Zellreihen dicht zusammenschließen. Nur einzellige Sporangien bekannt; vielleicht Generationswechsel.

Desmarestia ligulata u. *D. aculeata*.

7. Familie. *Dictyosiphonaceae*. Den Encoeliaceen ähnlich. Spitzenwachstum. Thallus meist innen hohl werdend. Zoosporangien und isogame Gametangien auf winzigen Pflanzen (Generationswechsel).

Dictyosiphon, *Delamarea*.

8. Familie. *Myriotrichiaceae*. Thallus anfangs aus einer Zellreihe bestehend, bald vielreihig werdend und dicht von Haaren und Ästen umhüllt. Vegetationspunkt am Grunde. Gametangien und Zoosporangien.

Myriotrichia im Atlantischen Ozean.

9. Familie. *Elachistaceae*. Kleine Algen, welche pinsel- oder polsterförmige Gebilde auf anderen Algen darstellen. Die aufrecht wachsenden, basales Wachstum besitzenden Verzweigungen der primären Fäden treiben zahlreiche Äste, welche zum Teile Assimilationsäste, zum Teile Fortpflanzungsorgane werden. Zoosporangien und Gametangien.

Elachista fucicola verbreitet. — *Giraudia*.

10. Familie. *Chordariaceae*. Der Thallus besteht aus zahlreichen in eine Gallerte eingehüllten, am oberen Ende wachsenden Fäden, welche einem strangförmigen oder scheibenförmigen Körper entspringen und Sporangien und Gametangien tragen.

Vorwiegend kleine Algen. — Verbreitet: *Chordaria flagelliformis*, *Mesogloia vermiculata*.

11. Familie. *Stilophoraceae*. Thallus fadenförmig, verzweigt, im Querschnitte vielzellig; Vegetationspunkt unter der Spitze. Fortpflanzungsorgane an eigenen, aus der Thallusoberfläche hervorwachsenden, fadenförmigen Trägern.

Stilophora rhizoides im Atlantischen Ozean und Mittelmeer.

12. Familie. *Spermatochneaceae*. Wie vorige Familie und von dieser kaum verschieden; Scheitelzellenwachstum.

Spermatochneus.

13. Familie. *Sporochneaceae*. Thallus fadenförmig, stielrund oder bandförmig, meist verzweigt, an den Enden der Äste in Büschel haarförmiger Äste ausgehend. Nur einzellige Sporangien bekannt; vielleicht Generationswechsel.

Vorherrschend in den australischen Meeren, doch einzelne Arten weit nach Norden reichend; *Sporochneus*.

14. Familie. *Ralfsiaceae*. Thallus krustenförmig, durch Teilung der Randzellen wachsend. Den Chordariaceen nahestehend.

Ralfsia, z. B. *R. verrucosa*.

15. Familie. *Lithodermataceae*. Unscheinbarer, krustenförmiger Thallus. Gametangien an eigenen an der Oberfläche des Thallus entspringenden Fäden; Sporangien direkt aus Oberflächenzellen entstehend. Höchstwahrscheinlich Generationswechsel mit morphologisch gleichen Generationen.

Stellung der Familie sehr unsicher. — Im Süßwasser und im Meere; *Lithoderma fontanum* und *fluviale* im Süßwasser in Europa, *L. fatiscens* marin, im nördlichen Eismeere sehr verbreitet.

16. Familie. *Cutleriaceae*. Thallus scheiben-, band- oder fächerförmig. Zoosporangien und Gametangien; letztere mit größeren, einzeln in Zellen gebildeten ♀ Gameten und kleineren, zu zweien in einer Zelle entstehenden ♂ Gameten. Generationswechsel mit morphologisch gleichen (*Zanardinia*) oder ungleichen (*Cutleria*) Generationen, vgl. S. 117.

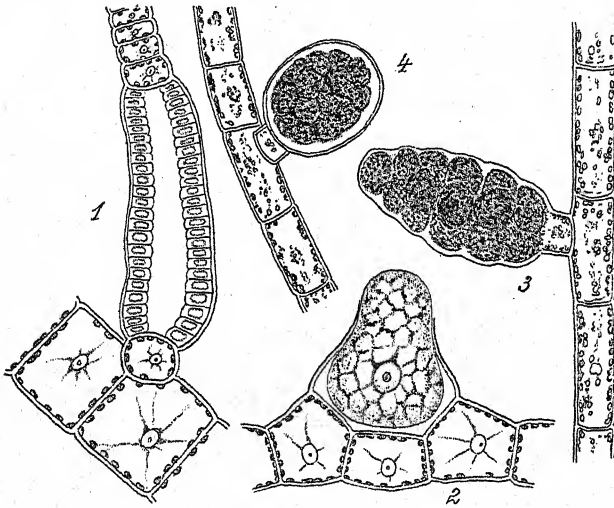


Abb. 63. *Tilopteridaceae*. Fig. 1 „plurilokulares Sporangium“ (Antheridium), Fig. 2 „Monosporangium“ (Oogonium) von *Haplospora globosa*. — Fig. 3 plurilokulares, Fig. 4 unilokulares Sporangium von *Akinetospira pusilla*. — Vergr. — Nach Bornet und Reinke.

Zanardinia und *Cutleria*, marin. Bei *Cutleria* sind die beiden Generationen sehr verschieden, die Zoosporangien tragende Form führte früher als Gattung den Namen *Aglaozonia*; bei *Zanardinia* beide Generationen scheibenförmig.

2. Ordnung. *Tilopteridales*.

Anordnung der Geschlechtsorgane wie bei Ordnung 1. Geschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Eizellen und Spermatozoiden, ungeschlechtliche durch vierkernige (seltener mehrkernige) Monosporen. Generationswechsel wahrscheinlich vorhanden; Gametophyten und Sporophyten einander morphologisch gleich.

Die hierher gestellten Pflanzen sind in vieler Hinsicht unvollständig bekannt; von der Klarstellung der Verhältnisse hängt es ab, ob die Ordnung für die Dauer aufrecht zu erhalten ist.

Einzige Familie: *Tilopteridaceae*. (Abb. 63.) Thallus fadenförmig, verzweigt, festsitzend. Von Fortpflanzungsorganen sind bekannt: unilokulare und plurilokulare „Sporangien“ (Abb. 63, Fig. 1, 3, 4) mit Zoosporen, „Monosporangien“ (Abb. 63, Fig. 2) mit großen, später frei werdenden, membranlosen, unbeweglichen Zellen (Eier oder vegetative Fortpflanzungsorgane?). Für die Auffassung eines Teiles dieser Fortpflanzungsorgane als Oogonien spricht das Vorkommen antheridienähnlicher „Sporangien“.

Insbesondere im nördlichen Atlantischen Ozean und im Eismeere, auch in der Ostsee und im Mittelmeere: *Haplospora*, *Scaphospora*. Nach Reinke Generationen derselben Pflanze (*H.* Gametophyt, *S.* Sporophyt). — *Akinetospora* (Zugehörigkeit?).

3. Ordnung. *Dictyotales*.

Fortpflanzungsorgane oberflächlich. Geschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Eizellen und bewegliche Spermatozoiden. Ungeschlecht-

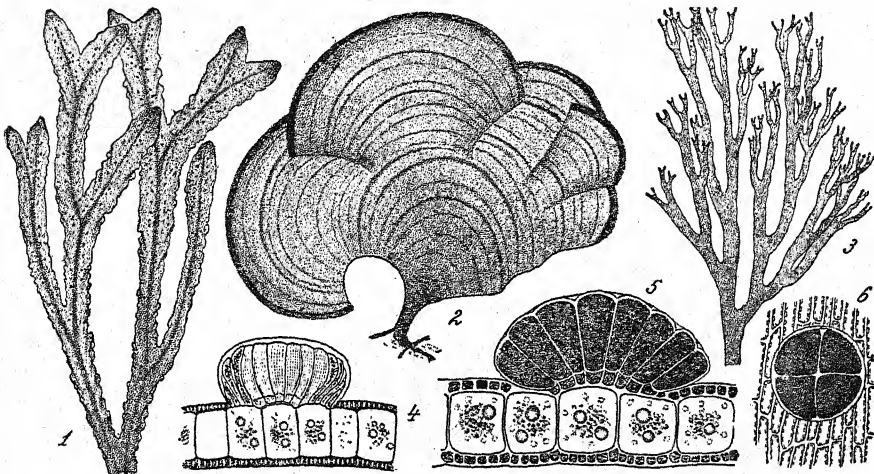


Abb. 64. *Dictyotaceae*. — Fig. 1. *Dictyopteris polypodioides*; nat. Gr. — Fig. 2. *Padina Pavonia*; nat. Gr. — Fig. 3–6. *Dictyota dichotoma*. Fig. 3 Thallusstück in nat. Gr.; Fig. 4 Antheridien; Fig. 5 Oogonien; Fig. 6 Sporangium; Fig. 4–6 stark vergr. — Fig. 1–3 Original, Fig. 4–6 nach Bornet und Thuret.

liche Fortpflanzung durch unbewegliche Sporen (Tetrasporen). Generationswechsel vorhanden; Gametophyten und Sporophyten einander morphologisch gleich. (Abb. 61.)

Einzige Familie: *Dictyotaceae*. Thallus mit Haftscheibe, verzweigt, band- oder fächerförmig. Verzweigung oft dichotom.

Meeresbewohner. — *Padina Pavonia* mit fächerförmigem, mit Kalk inkrustiertem Thallus, verbreitet (Abb. 64, Fig. 2). — *Dictyopteris polypodioides* (Fig. 1) und *Dictyota dichotoma* (Fig. 3) mit dichotom geteiltem, bandförmigem Thallus, sehr verbreitet. — Parthenogenese kommt vor.

4. Ordnung. *Laminariales*.

Anordnung der Fortpflanzungsorgane wie bei Ordnung 1. Geschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Eizellen und Spermatozoiden, un-

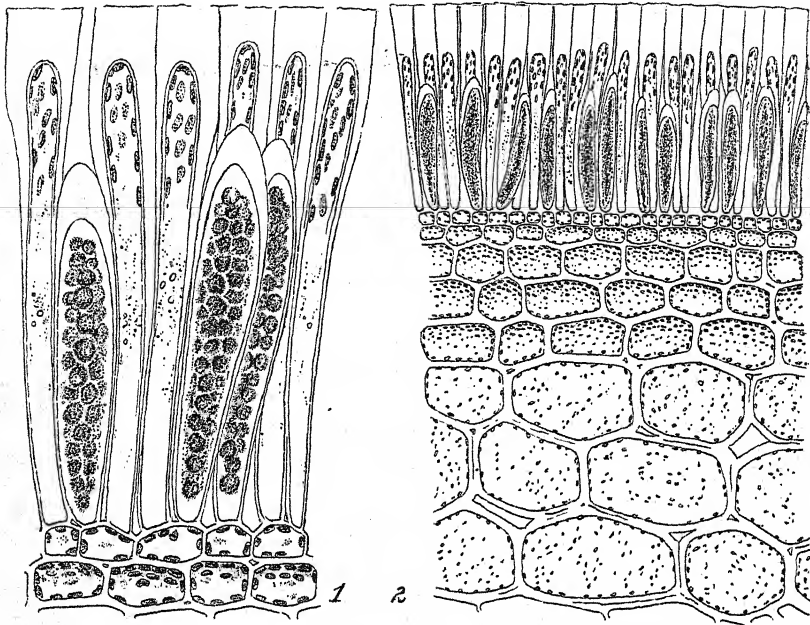


Abb. 65. Zoosporangien von *Laminaria saccharina*. — Fig. 2. Stück eines Längsschnittes durch den sporangientragenden Teil eines Phylloids. — Fig. 1. Sporangien. — Vergr. — Nach Kuckück in Oltmanns.

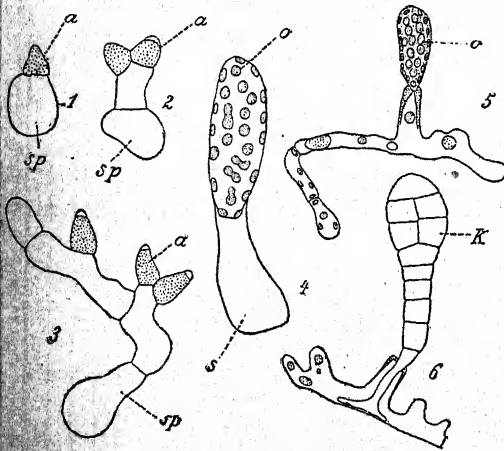


Abb. 66. Gametophyten von Laminariaceen. — Fig. 1–3. Männliche Gametophyten von *Saccorhiza bulbosa*. — Fig. 4. Weiblicher Gametophyt derselben Art. — Fig. 5 Weiblicher Gametophyt, Fig. 6 junger Sporophyt von *Alaria esculenta*. — a Anthetridium, o Eizelle, k Keimling, s und sp ausgekeimte Zoospore. — Vergr. — Nach Sauvageau.

geschlechtliche durch Zoosporen. Generationswechsel vorhanden; die Gametophyten mikroskopisch klein, aber selbständig, die Sporophyten groß und kräftig.

1. Familie. *Laminariaceae*.

Große Meeresalgen von zumeist derber Konsistenz (Tange); manche gehören zu den längsten Pflanzen überhaupt. Thallus zumeist deutlich in wurzel-, stengel- und blattartige Teile geteilt; am Grunde der letzteren oder ihrer Abschnitte oft blasenartige Schwimmorgane.

Andauerndes Wachstum in allen Teilen des Thallus oder am Grunde der blattartigen Teile. Der weitgehenden Organausbildung entspricht auch

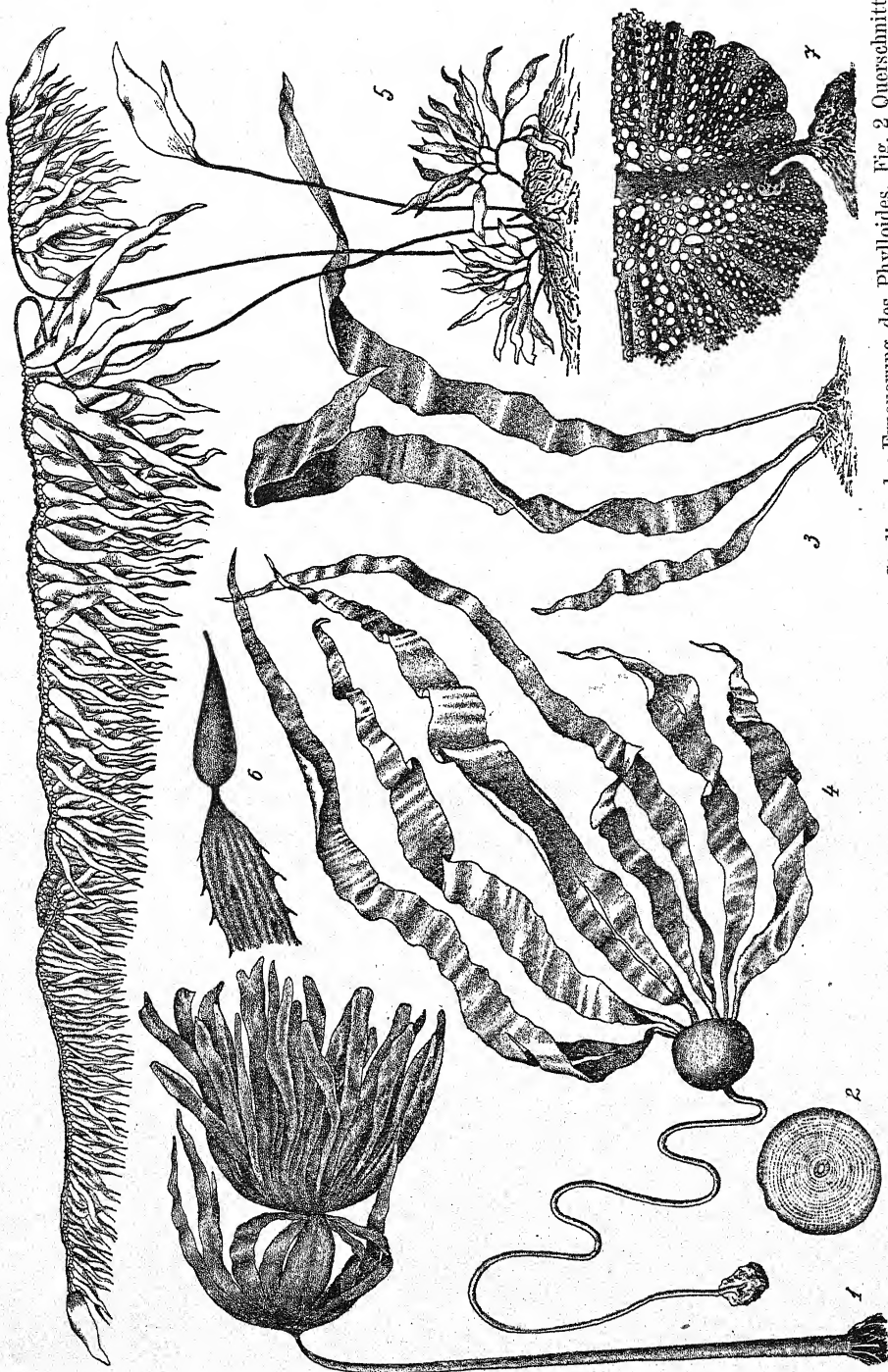


Abb. 67. *Laminariaceae*. — Fig. 1 u. 2. *Laminaria Cloustoni*. Fig. 1 ganze Pflanze im Stadium der Erneuerung des Phylloides, Fig. 2 Querschnitt durch den stengelartigen Teil; stark verkl. — Fig. 3. *L. saccharina*; stark verkl. — Fig. 4. *Nereocystis Lucileana*; stark verkl. — Fig. 5. *Macrocyctis pirifera*; stark verkl. — Fig. 6. Schwimmorgan einer *Macrocyctis*; verkl. — Fig. 7. Basaler Teil von *Agarum (Imbricaria)*; stark verkl. — Fig. 1 u. 2 nach Fossile, Fig. 3 u. 6 Original, Fig. 4 nach Postels und Ruprecht, Fig. 5 nach Kerner, Fig. 7 nach Harvey, Fig. 7 nach Kerner.

eine weitgehende anatomische Differenzierung (vgl. Abb. 60). Zoosporangien an eigentümlichen, fadenförmigen oder keulenförmigen Trägern stehend oder Flecken der blattartigen Teile bedeckend (vgl. Abb. 65).

Oogonien und Antheridien an winzigen, bei der Keimung der Zoosporen entstehenden Pflänzchen (Abb. 66). Über den Generationswechsel vgl. S. 118.

Vorherrschend in den arktischen und antarktischen Meeren. — *Alaria*. Ein großes endständiges Phylloid, seitlich am Träger desselben zahlreiche blattartige Lappen. Mehrere Arten werden von Polarkörnern verzehrt. *A. esculenta* im nördlichen Atlantischen Ozean. — *Agarum*. Phylloid durchlöchert. — *Laminaria*. Thallus sehr groß mit einfachem oder längsspaltigem Phylloid, das periodisch an der Basis erneuert wird. Insbesondere im nördlichen Teile des Großen Ozeans, z. B. *L. japonica* und *angustata*, welche bei den Völkern Ostasiens gegessen werden, und im nördlichen Atlantischen Ozean, hier besonders *L. Cloustoni* (Abb. 67, Fig. 1–2), *L. saccharina* (Abb. 67, Fig. 3), *L. digitata*. Letztere Arten werden zur Gewinnung von Mannit und Jod, sowie als Düngemittel verwendet; *L. digitata* und *L. Cloustoni* liefern die medizinisch gebrauchten, infolge ihres Quellungsvermögens zu schmerzloser Erweiterung krankhaft verengter Kanäle verwendeten „Stipites Laminariae“. — *Costaria* mit 3–5 Rippen im Phylloid; im Großen Ozean. — *Lessonia*. Thallus wiederholt gabelig geteilt, oft sehr groß. — *Nereocystis* mit oft bis 70 m langem Cauloid und großer Schwimmblase an dessen Ende. *N. Luetkeana* (Abb. 67, Fig. 4) im Großen Ozean. — *Macrocystis*. Thallus bis 200 m lang. Durch seitliche Abspaltungen des endständigen Phylloids entstehen zahlreiche, am Grunde mit Schwimmblase versehene blattähnliche Zipfel. *M. piri-fera* (Abb. 67, Fig. 5) in den südlichen Meeren und im nördlichen Großen Ozean.

2. Familie. *Chordaceae*. Mit stielförmigem, radiär gebauten Thallus, sonst wie vorige Familie.

Chorda filum, sehr verbreitet im nördlichen Atlantischen und Großen Ozean.

5. Ordnung. *Fucales*.

Fortpflanzungsorgane in eigenen in das Innere des Thallus eingesenkten, nach außen mündenden Behältern (Conceptaculum)¹²⁾. Geschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Eizellen und Spermatozoiden, ungeschlechtliche Sporen fehlen. Generationswechsel. Die ganzen Individuen sind diploid und mit der Sporophytengeneration der übrigen Ordnungen homolog. Der Gametophyt ist nur durch die nach der Reduktionsteilung in den Oogonien und Antheridien entstehenden Geschlechtszellen repräsentiert (vgl. S. 118).

Einzige Familie: *Fucaceae*. Meist große, derbe Algen (Tange). Thallus mit zumeist deutlicher Gliederung in wurzel-, blatt- und stengelartige Teile, dabei dichotom oder seitlich verzweigt, oft mit Schwimorganen (Luftblasen in eigenen Organen oder in den Phylloiden). Histologische Differenzierung ähnlich wie bei den *Laminariaceae*. Allgemein verbreitet sind an den vegetativen Organen „Haargruben“, welche morphologisch den Konzeptakeln ähneln. Vegetative Vermehrung durch sich ablösende Thallusstücke, niemals durch vegetative Sporen. Oogonien und Antheridien im Innern von Konzeptakeln („Scaphidien“, Abb. 68, Fig. 1 und 5). Dieselben sind entweder über den ganzen Thallus zerstreut oder finden sich an verschiedenen geformten, bestimmten Thallusabschnitten. Oogonien und Anthe-

¹²⁾ Vgl. Roe H. L., The developm. of the concept. in *Fucus*. The bot. Gaz., LXI., 1916

ridien sind in denselben Konzeptakeln (einhäusige Arten) oder auf verschiedenen Individuen (zweihäusige Arten). Oogonien einzeln stehend (Abb. 68, Fig. 1 u. 2), schließlich die Eizellen (1—8) entleerend; letztere sind im befruchtungsfähigen Zustande von einer schleimigen Hülle umgeben und bewegungslos. Antheridien (Abb. 68, Fig. 5 u. 6) in größerer Zahl verzweigten

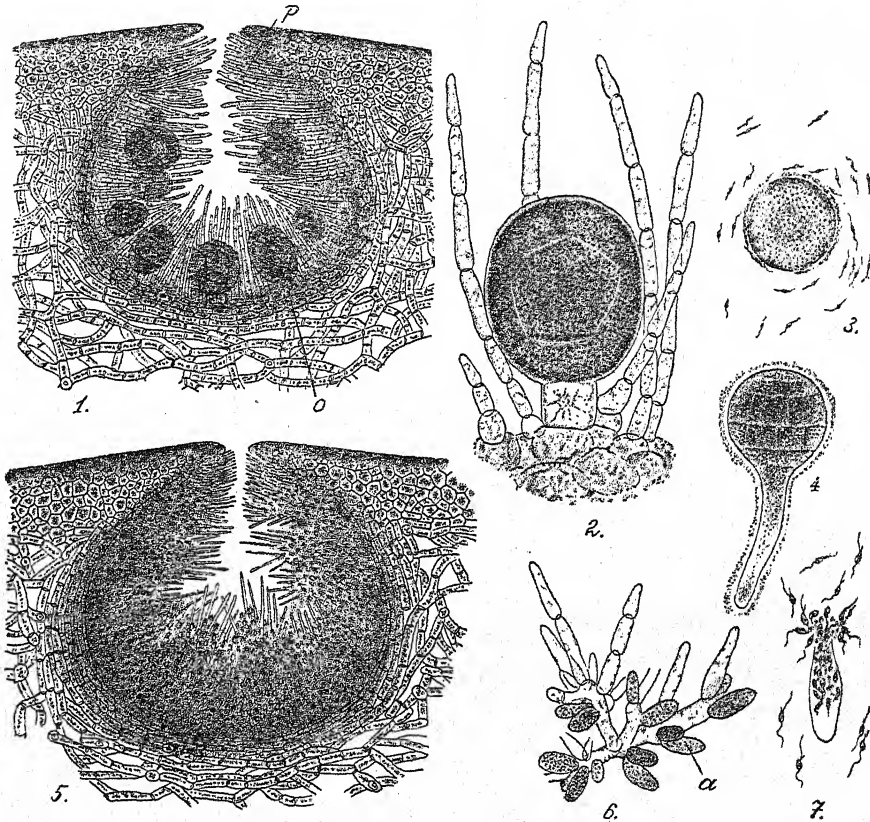


Abb. 68. *Fucaceae. Fucus vesiculosus*. — Fig. 1. Durchschnitt durch ein ♀ Konzeptaculum; o Oogonien, p Paraphysen; 50fach vergr. — Fig. 2. Reifes Oogonium zwischen Paraphysen; 160fach vergr. — Fig. 3. Eizelle von Spermatozoiden umgeben; 160fach vergr. — Fig. 4. Keimende Spore; 160fach vergr. — Fig. 5. Durchschnitt durch ein ♂ Konzeptaculum; 50fach vergr. — Fig. 6. Antheridenträger; a Antheridien; 160fach vergr. — Fig. 7. Antheridium im Momente des Freiwerdens der Spermatozoiden; 330fach vergr. — Nach Thuret.

Fäden seitlich aufsitzend. Spermatozoiden mit seitlichen Wimpern (Abb. 68, Fig. 7). Außer den Oogonien und Antheridien befinden sich in den Konzeptakeln zumeist sterile Fäden (Paraphysen). Die Befruchtung der Eizellen findet in der Regel außerhalb der Konzeptakeln im Meerwasser statt (Abb. 68, Fig. 3).

Bemerkenswerte Verschiedenheiten bei der Ausbildung der Eizellen im Oogonium:
Bei *Fucus*-Arten werden alle 8 Zellen als Eizellen ausgebildet, bei *Ascophyllum* entstehen

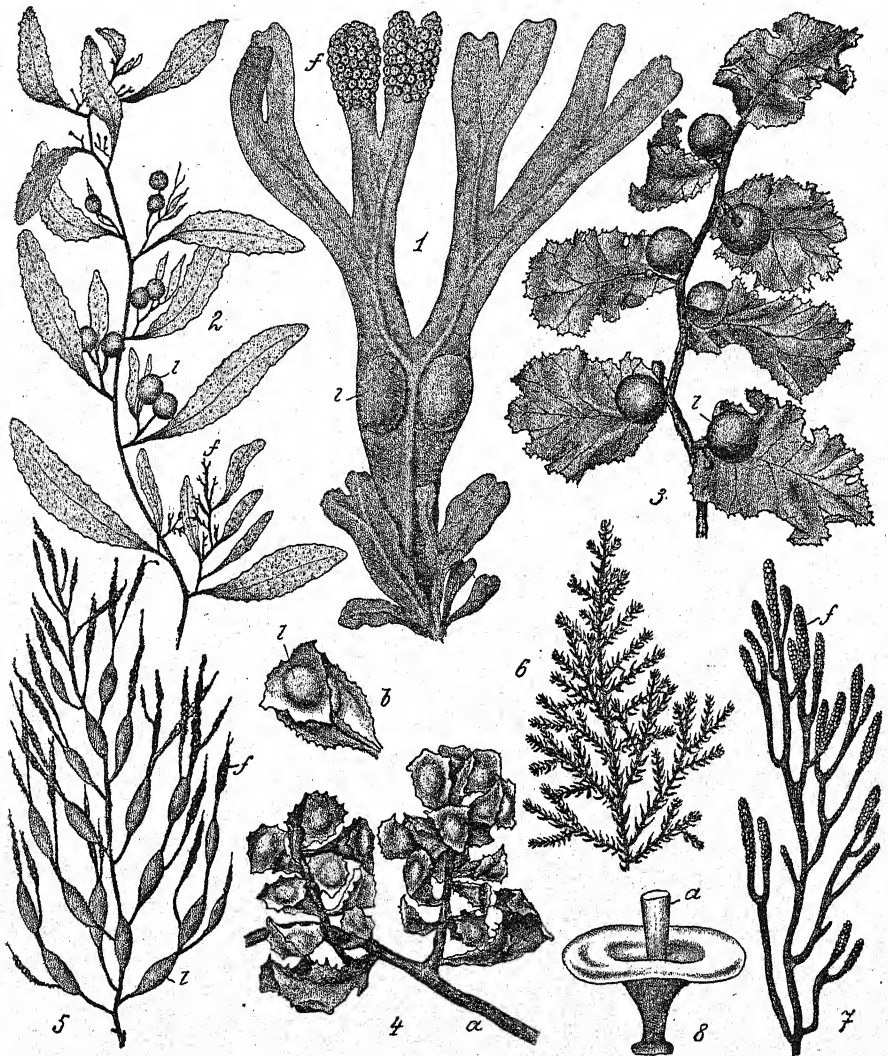


Abb. 69. *Fucaceae*. — Fig. 1. *Fucus vesiculosus*; nat. Gr. — Fig. 2. *Sargassum vulgare*; nat. Gr. — Fig. 3. *Sargassum crispum*; nat. Gr. — Fig. 4a. *Turbinaria decurrens*; nat. Gr. — Fig. 4b. Phylloid davon; vergr. — Fig. 5. *Cystoseira barbata*; nat. Gr. — Fig. 6. *Cystoseira ericoides*; nat. Gr. — Fig. 7. *Fucus bifurcatus*; nat. Gr. — Fig. 8. Basalteil von *Himanthalia lorea*. — *l* bedeutet in allen Figuren Schwimmorgane, *f* fertile Thallusabschnitte. — Fig. 1–7 Original, 8 nach Hauck.

4 Eizellen, 4 Kerne degenerieren, bei *Pelvetia* finden sich 2 Eizellen und 6 degenerierte Kerne, während endlich bei *Himanthalia*, *Sargassum* u. a. nur eine Eizelle ausgebildet wird und 7 Kerne degenerieren (weitestgehende Reduktion des Gametophyten).

In allen Meeren, besonders reich entwickelt in den australischen; vielfach ganze Formationen bildend. — *Durvillea utilis* wird von den Bewohnern der chilenischen Küsten als Nahrungsmittel verwendet; viele andere Arten der Fucaceen dienen zur Soda- und

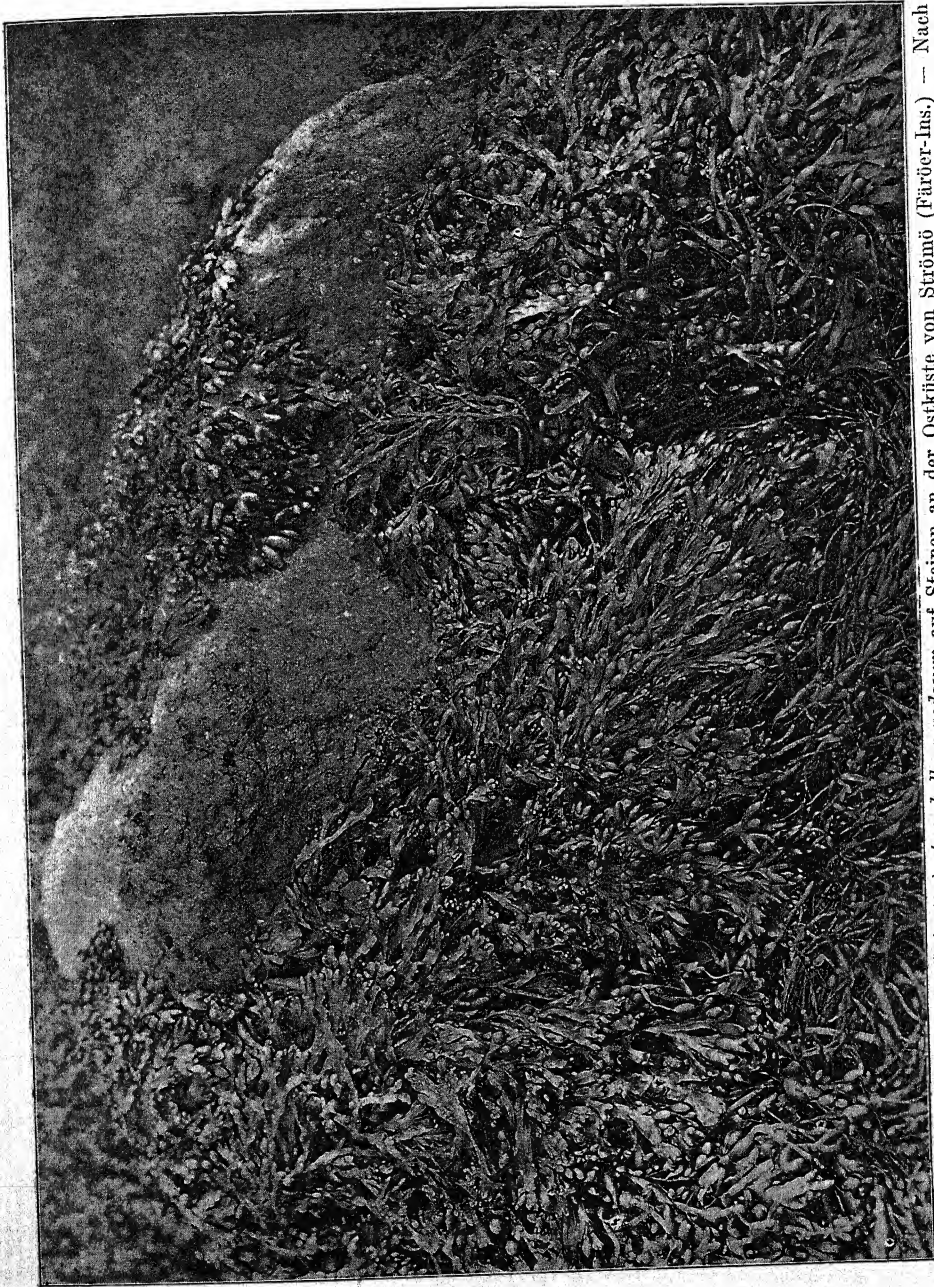


Abb. 70. *Fucus vesiculosus* und (unten) *Ascophyllum nodosum* auf Steinen an der Ostküste von Strömö (Färöer-Ins.) — Nach Photogr. von F. Börgesen.

Jodgewinnung („Varek“ oder „Kelp“, geradeso wie die analog verwendeten *Laminaria*-Arten). — *Himanthalia lorea* mit eigentümlichem, becher- oder birnförmigem Basalteil (Abb. 69, Fig. 8). — *Fucus*, mit flachem oder stielrundem, dichotom verzweigtem Thallus; mit oder ohne Schwimmblasen. *F. vesiculosus* (Blasentang) (Abb. 69, Fig. 1 und Abb. 70) und *F. serratus* im nördlichen Atlantischen Ozean, in der Nord- und Ostsee häufig, *F. Sheerardi* (= *F. virsoides*) im Adriatischen Meere, *F. furcatus* im Großen Ozean. — *Cystoseira*. Thallus reich verzweigt; Zweige oft kleinen Nadelblättern ähnlich; Schwimmblasen im Verlaufe der Äste. *C. barbata* (Abb. 69, Fig. 5) und *C. Montagnei* im Mittelmeere sehr häufig; *C. ericoides* (Abb. 69, Fig. 6) u. a. — *Turbinaria*. Thallus mit schildförmigen, gegen den Grund dreikantigen Phylloiden. *T. decurrens* (Abb. 69, Fig. 4) im Roten Meere und Indischen Ozean. — *Sargassum*, mit blattähnlichen, flachen, oft von Rippen durchzogenen Phylloiden; Schwimmblasen in eigenen Organen. Verbreitete und formenreiche Gattung. *S. vulgare* (Abb. 69, Fig. 2) im Atlantischen Ozean und Mittelmeer, *S. linifolium* in der Adria, *S. bacciferum* an der Ostküste Nordamerikas u. a. Losgelöste und von Meeresströmungen zusammengeschwemmte Fragmente der letzterwähnten Art bilden im Vereine mit anderen Algen die schwimmenden Massen des sogenannten „Sargassomeeres“ im Atlantischen Ozean.

V. Stamm. Rodophyta, Rotalgen¹⁾.

Vielzellige, wasserbewohnende Pflanzen, deren vegetative Zellen immer Zellkerne (in Ein- oder Mehrzahl), eine deutliche Membran und — soferne sie der Assimilation dienen — einen an Chromatophoren gebundenen, als roter, violetter, seltener blauer Farbstoff erscheinenden Eiweißkörper (Phycoerythrin)²⁾ neben Chlorophyll enthalten.

Der Thallus ist stets mehrzellig und festsitzend; in den einfachsten Fällen stellt er eine einfache Zellreihe oder Zellfläche dar; zumeist zeigt er eine

¹⁾ Vgl. Bornet E. et Thuret G., Notes algologiques, 1876—1880. — Schmitz F., Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen, 1883. — Hauck F., Die Meeresalgen Deutschlands, Österr. etc., 1885. — Reinke J., Atlas deutscher Meeresalgen, 1889 bis 1892. — Schmitz F. und Hauptfleisch P. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., Abt. 2, 1896—1897 und die dort zitierte Literatur; Nachtr. dazu von N. Svedelius, 1911. — De Toni G., Sylloge Algarum, IV., 1897—1900. — Falkenberg P., Die Rhodomeleaceen des Golfes von Neapel u. d. angrenz. Meeres-Abschn. Fauna und Flora v. Neapel, 26. Monogr., 1901. — Hassenkamp A., Üb. d. Entw. d. Cystocarp. bei einig. Florid. Bot. Ztg., 60., 1902. — Oltmanns Fr., Morphol. u. Biol. d. Alg., I. Bd., 1904, II. Bd., 1905 u. d. dort zit. Literatur. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., I. Bd., 1907. — Yamanouchi S., The life-hist. of *Polysiphonia*. Bot. Gaz., 1906; The life-hist. of *Corallina* off. Bot. Mag. Tokyo, XXVII., 1913. — Svedelius N., Üb. d. Bau u. d. Entw. der Florideeng. *Martensia*. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl., 43., 1908; Zytol.-entw. Stud. üb. *Scinaia furcellata*. N. Act. Soc. scient. Upsal., Ser. IV., Vol. 4., 1915; Ueb. Homol. zw. männl. u. weibl. Fortpfl.-Org. d. Flor. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXXV, 1917; Die Monosporen bei *Helminthothra* etc., a. a. O., XXXV., 1917. — Nienburg W., Zur Keimungs- und Wachstumsgesch. d. *Deless*. Bot. Zeitg., 1908. — Kolderup-Rosenvinge L., The marine Algae of Denmark. I. Mem. de l'Acad. roy. d. Sc. d. Danemark, 7. Ser., t. VII, 1909. — Kurssanow L., Beitr. z. Cyt. d. Flor. Flora, 1909. — Lewis J. F., The life-hist. of *Griffithsia*. Ann. of Bot., vol. 23., 1909; Altern. of Gen. in c. Flor. Bot. Gaz., vol. 53., 1912. — Davis B. M., Phenom. of sex. repr. in Alg. Am. Nat., V., 1910. — Killian K., Üb. d. Entw. einig. Florid., Zeitsch. f. Bot., VI., 1914. — Bonnet J., Reprod. sex. et alt. d. gen. chez l. Alg. Progr. rei bot., Bd. 5, 1915. — Kylin H., Üb. d. Entw. v. *Batrachosp.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXXV, 1917; Die Entw. u. syst. Stellung v. *Bonnemaisonia* etc. Zeitsch. f. Bot., VIII., 1916; Die Entw. v. *Griffithsia corall.* Zeitsch. f. Bot., VIII., 1916. — Dunn G. A., Developm. of *Dumontia*. I. Plant World. XIX, 1916; II. Bot. Gaz. LXIII, 1917.

²⁾ Molisch H., Das Phycoerythrin, seine Kristallisierbarkeit und chemische Natur. Botan. Zeitg., 1894. — Kylin H., Üb. d. Farb. d. Florid. u. Cyanoph. Sv. bot. Tidskr., VI., 1912.

reichere Gliederung, nämlich regelmäßige Verzweigung, vielfach Ausbildung von wurzelähnlichen, stengel- und blattähnlichen Organen und von besonderen, die Fortpflanzungsorgane tragenden Teilen. Der verschiedenen Abstufung der Organbildung entspricht auch eine verschiedene anatomische Differenzierung; bei den einfachsten Formen finden sich bloß gleichwertige und gleichgebaute Zellen, während bei den weniger einfach gebauten viel-

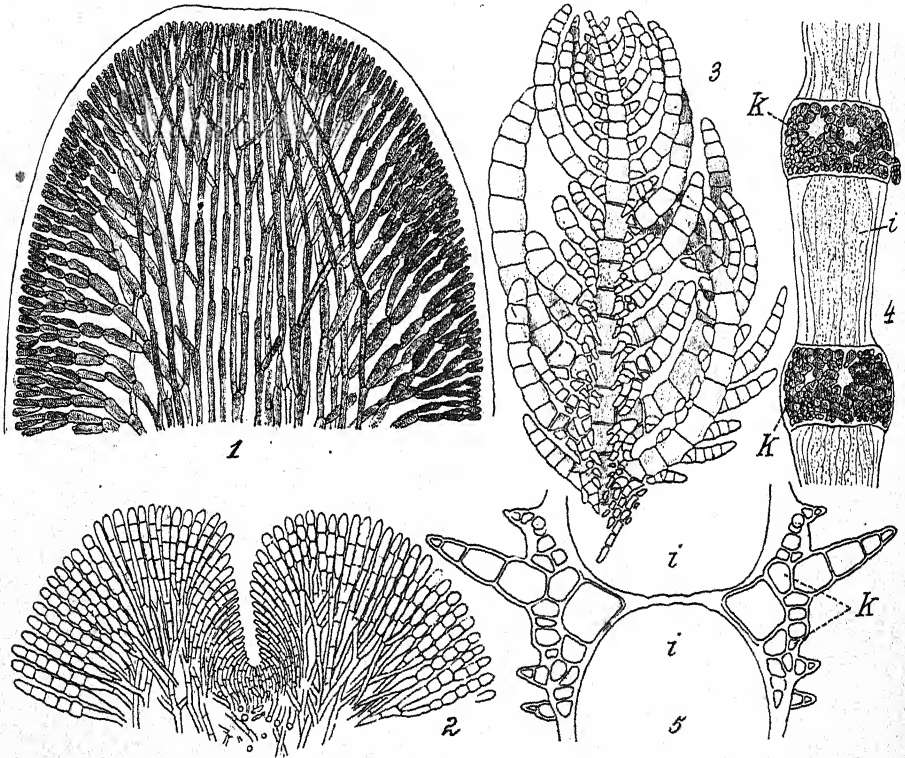


Abb. 71. *Rhodophyta*. Typen des Aufbaues des Thallus der Florideen. — Fig. 1 u. 2. „Springbrunnentypus“; Fig. 1 Längsschnitt durch die Thallusspitze von *Furcellaria fastigiata*, Fig. 2 dasselbe von *Galaxaura lapidescens*. — Fig. 3–5. „Zentralfadentypus“; Fig. 3 Thallusstück von *Plumaria Harveyi*, Fig. 4 Fadenstück von *Ceramium* sp., Fig. 5 Längsschnitt durch einen „Knoten“ von *Ceramium* sp.; *i* Zellen des Zentralfadens, *k* Berindung an den Knoten. — Alle Figuren vergr. — Nach Oltmanns.

fach eine Gliederung in periphere assimilierende und zentrale leitende und mechanische Zellen sich zeigt. Der Aufbau des Thallus geht auf einen primären Faden mit Spitzenwachstum („Zentralfadentypus“, Abb. 71, Fig. 3–5) zurück oder auf eine größere Anzahl \pm parallel verlaufender Fäden („Springbrunnentypus“, Abb. 71, Fig. 1 u. 2); nur bei den Bangi-
en finden sich Einzelfäden mit interkalarem Wachstum. Die kompliziertesten und regelmäßigesten Formen finden sich bei dem Zentralfadentypus. Hier

kommt es häufig zu einer Komplikation des Baues des Zentralfadens durch Entstehung von Segmenten („Rindenzellen“) in den Zellen desselben. Diese Rindenzellen können entweder nur an den Enden der Zentralfadenzellen entstehen (z. B. *Ceramium*) oder der ganzen Länge derselben nach (z. B.

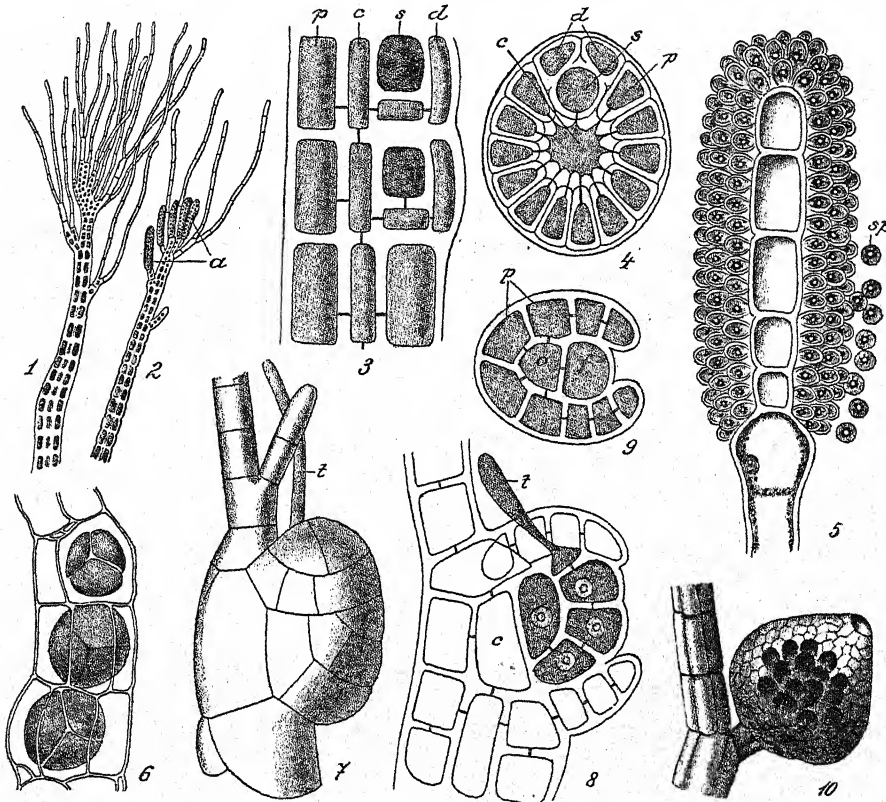


Abb. 72. Rhodophyta. — Fig. 1 u. 2. *Polysiphonia setularioides*; Fig. 1 Thallusstück; Fig. 2 ein solches mit Antheridienständen *a*, 100fach vergr. — Fig. 3–7. *Polysiphonia* sp. Fig. 3 Thallusstück mit Tetrasporangienbildung im Längsschnitte, *c* Gliederzellen, *p* u. *d* aus *c* hervorgegangene periphere Zellen, *s* Sporangienzellen, 300fach vergr.; Fig. 4 ein gleiches Thallusstück im Querschnitte; Fig. 5 Thallusast mit Antheridien, *sp* Spermatien; stark vergr.; Fig. 6 Thallusstück mit Tetrasporen, stark vergr.; Fig. 7 Thallusstück mit umhülltem Karpogon, *t* Trichogyn, 550fach vergr. — Fig. 8. Längsschnitt durch eine Cystocarpanlage von *Rhodomela subfusca*. — Fig. 9. Querschnitt durch eine solche im jüngeren Zustande; *o* Mutterzelle der Auxiliarzelle, *f* Zelle des Karpogonastes, *c* Gliederzelle, *t* Trichogyn, *p* periphere Zellen; 500fach vergr. — Fig. 10. Reifes Cystocarp von *Polysiphonia violacea*; 25fach vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Kützing, 3, 4, 7–10 nach Falkenberg, 5 u. 6 nach Dodel-Port.

Polysiphonia). Die Mannigfaltigkeit kann erhöht werden durch Dorsiventralität des Thallus oder dadurch, daß Seitenäste zu flächenförmigen Bildungen „verwachsen“ (z. B. *Delesseria*) etc. Die Verzweigung des Thallus ist eine monopodiale oder sympodiale, vielfach scheinbar dichotom.

Die Zellmembranen zeigen häufig die Tendenz, gallertig zu verquellen; durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk in die Membranen, bzw. durch Auflagerung desselben erlangen manche Rhodophyten steinartige Konsistenz. Sehr charakteristisch für die Membranen der meisten Rhodophyten sind Perforationen, deren Vorkommen mit der Entstehungsfolge der Zellen im Zusammenhange steht und vielfach wichtige Rückschlüsse auf dieselbe zuläßt.

Bei der Keimung entsteht entweder sofort die typische Thallusform oder es kommt zuerst zur Ausbildung einer vorkeimartigen parenchymatischen Scheibe oder eines halbkugeligen, vielzelligen, protokormartigen Gebildes.

Bei allen Rhodophyten kommen geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane vor. Letztere bestehen in unbeweglichen, vielfach anfangs membranlosen Sporen, die weitaus in den meisten Fällen zu Vieren (Tetrasporen) in Sporangien (Tetrasporangien) gebildet werden (Abb. 72, Fig. 6, Abb. 79, Fig. 5); seltener treten sie einzeln (Monosporen) oder

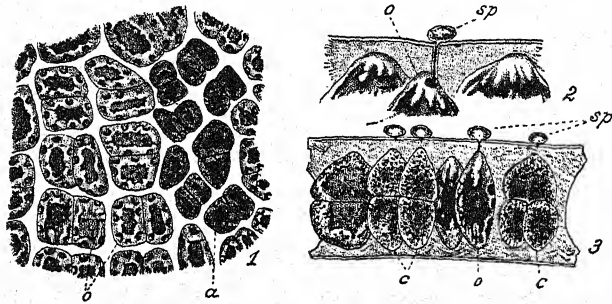


Abb. 73. Geschlechtliche Fortpflanzung von *Porphyra leucosticta*. — Fig. 1. Thallusstück mit Eizellen *o* und Antheridien *a*; 450fach vergr. — Fig. 2 u. 3. Befruchtung der Eizellen *o* durch Spermien *sp*; 600fach vergr. — Fig. 3. Teilung der Eizellen nach der Befruchtung (*c*); 450fach vergr. — Nach Berthold.

in größerer Zahl (8) in den Sporangien auf. Die Tetrasporangien finden sich an den Enden kurzer Ästchen oder an der Thallusoberfläche oder im Innern des Thallusgewebes; nicht selten sind sie zu „Tetrasporangienständen“ vereint oder auf eigenen Ästchen („Stichidien“) gehäuft; bei den Corallinaceen finden sie sich im Innern von Konzeptakeln. Daneben finden sich nur selten andere Organe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Brutzellen, Brutknospen).

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung erfolgt immer die Befruchtung der weiblichen Organe durch unbewegliche, rundliche, nur passiv vom Wasser mitgeführte Spermien. Spermien und Eizellen kommen auf demselben oder auf verschiedenen Individuen zur Ausbildung.

Die Spermien werden einzeln in Mutterzellen gebildet, die als Antheridien oder Spermatangien bezeichnet werden. Relativ selten treten diese Antheridien einzeln auf, meist bilden sie verschieden geformte (polsterförmige, keulenförmige, büschelförmige etc.) Antheridienstände (Abb. 72,

Fig. 5); bei den Corallinaceen u. a. finden sie sich im Innern von Konzeptakeln.

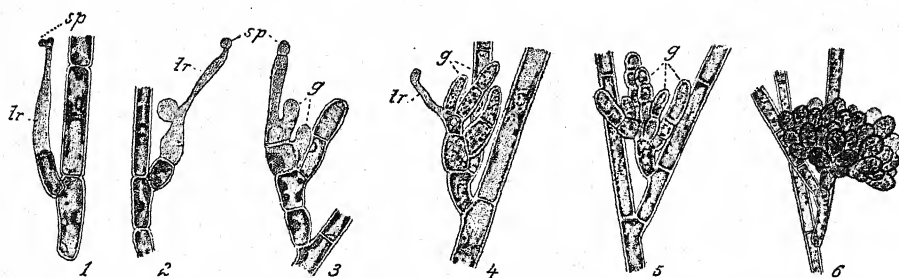


Abb. 74. Befruchtungsvorgang von *Chantrelaria corymbifera*. — Fig. 1. Karpogon im Momente der Befruchtung; tr Trichogyn, sp Spermatium. — Fig. 2–5. Ausbildung der Gonimoblaste g. — Fig. 6. Sporenbildung aus den Gonimoblasten. — Fig. 1–6 300fach vergr. — Nach Thuret.

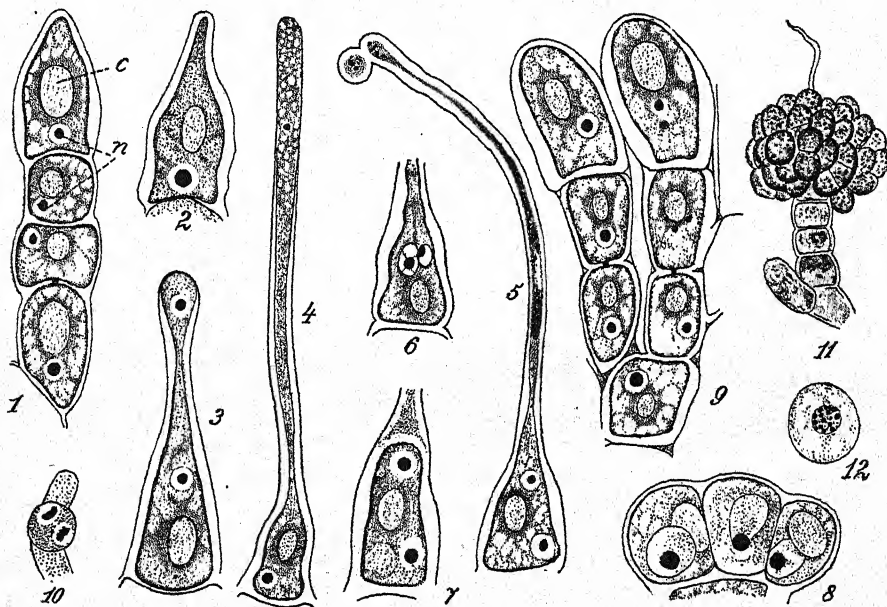


Abb. 75. Befruchtungsvorgang von *Nematium multifidum*. — Fig. 1. Junger Karpogonast; n Kerne, c Chromatophor. — Fig. 2. Karpogon mit Anlage des Trichogyns. — Fig. 3. Weiteres Stadium, Teilung des Kernes in Eikern und Trichogynkern. — Fig. 4. Reifes Karpogon. — Fig. 5. Befruchtung. — Fig. 6. Verschmelzung des Ei- und des Spermakernes. — Fig. 7. Befruchtete Eizelle. — Fig. 8. Teilung derselben. — Fig. 9. Gonimoblaste. — Fig. 10. Spermatium der Trichogynspitze anliegend, mit Teilung des Kernes. — Fig. 11. Reifes Cystocarp einer anderen Art. — Fig. 12. Spermatium v. *N. multifidum*. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1–10, 12 nach Wolfe, 11 nach Thuret.

Die weiblichen Fortpflanzungsorgane und die Befruchtungsvorgänge sind von großer Mannigfaltigkeit. Die Eizellen werden bei den Florideen als Karpogonien bezeichnet.

In den einfachsten Fällen (*Bangia*) geht die Eizelle direkt aus einer Thalluszelle ohne wesentliche Veränderung derselben hervor (Abb. 73); nach ihrer Befruchtung bildet sie die Spore, oder es entstehen durch Teilung der Eizelle mehrere Sporen (meist 8).

Bei den Florideen treten die Karpogonien meist an den Enden eigener Äste, der Karpogonäste auf, welche oberflächlich vorkommen oder in das Innere des Thallus versenkt sind. Sie zeigen eine haarartige Verlängerung, das Trichogyn (Abb. 72, 74—78, *tr*), welches in der Jugend einen eigenen

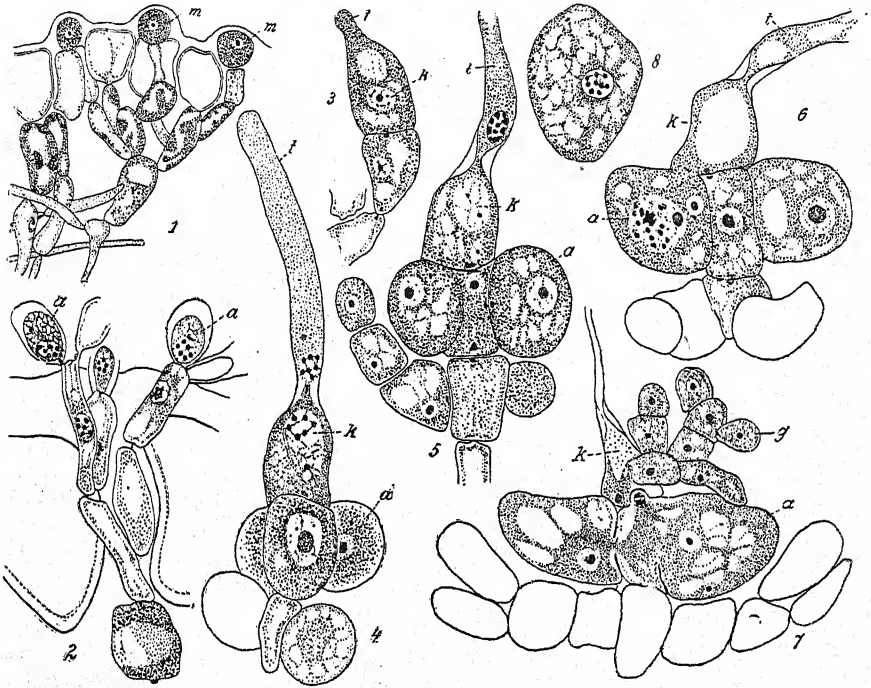


Abb. 76. Monosporen-, Antheridien-, Karpogonbildung und Befruchtungsvorgang von *Scinaia*. — Fig. 1. Monosporangien *m*. — Fig. 2. Antheridienbildung, *a* Antheridien. — Fig. 3—5. Karpogonentwicklung, *k* Karpogon, *t* Trichogyn, *a* Auxiliarzelle. — Fig. 6. Vereinigung der befruchteten Karpogonzelle (*k*) mit der Auxiliarzelle (*a*). — Fig. 7. Gonimoblastenbildung (*g*). — Fig. 8. Karpospore. — Stark vergr. — Nach Svedelius.

Kern enthält. Die Befruchtung erfolgt durch das Anlegen eines Spermatiums an das Trichogyn und durch Eintritt des Spermatiuminhaltes in das Innere des Karpogons; unmittelbar vorher erfährt der Kern des Spermatiums eine Zweiteilung (ob immer?) und nur einer der Kerne tritt in die Eizelle ein (Abb. 75, Fig. 6 und 10). Nach der Befruchtung wird das Trichogyn durch einen Gallertpfropf abgegliedert und geht dann zugrunde. Die Weiterentwicklung des Karpogons geschieht in sehr verschiedener Art; niemals bildet es direkt die Sporen aus. Einige typische Fälle sind folgende:

In den einfacheren Fällen (Typus I) entstehen aus dem befruchteten Karpogon Büschel von Fäden (sporogene Fäden, auch Gonimoblaste genannt), welche sich teilen. Alle oder einzelne Zellen dieser Fäden liefern je eine Spore (Karpospore) (Abb. 74 u. 75).

In anderen Fällen (Typus II) tritt die befruchtete Eizelle zunächst in Verbindung mit einer benachbarten Zelle (Auxiliarzelle), und zwar direkt oder durch Vermittlung einer fadenförmigen Verlängerung (Abb. 76 u. 77). Diese Verbindung mit den Auxiliarzellen ist kein zweiter Befruchtungsakt, sondern ein ernährungsphysiologischer Vorgang, welcher die Ernährung der weiterhin gebildeten Zellen durch den vegetativen Thallus ermöglicht; die aus der befruchteten Eizelle stammenden Kerne bleiben von jenen der Auxiliarzellen ganz getrennt. Aus dem Verbindungsprodukt geht durch Teilung eine „Zentralzelle“ und eine Fußzelle hervor. Erstere liefert die Karposporen, und zwar entweder direkt durch Teilung oder nach Aussendung \pm langer sporogener Zellen oder durch Ausbildung eines ganzen Gewebekörpers, an dessen Oberfläche die Sporen gebildet werden.

Wieder in anderen Fällen (Typus III) verläuft der Vorgang zunächst wie bei Typus II, aus der Zentralzelle gehen aber lange sporogene Fäden hervor, welche zu sekundären, entfernter liegenden Auxiliarzellen hinwachsen („Ooblastemfäden“), wo der bei Typus II geschilderte Vorgang sich wiederholt. Die dort gebildeten Zentralzellen liefern direkt oder indirekt die Karposporen; sie können aber auch neuerdings Ooblastemfäden aussenden, die wieder neue Auxiliarzellen aufsuchen (Abb. 78).

Die sporenbildenden Gonimoblaste und damit die aus ihnen entstehenden Sporen sind bei allen Typen entweder frei oder von verschiedenen gearteten, aus benachbarten Teilen des Thallus hervorgehenden Hüllen umgeben oder sie liegen in Höhlungen im Innern des Thallus. In allen Fällen werden die die Sporen enthaltenden Gewebepartien als Cystocarprien bezeichnet.

Durch die zytologischen Untersuchungen der letzten Jahre sind die Fortpflanzungsverhältnisse der Rhodophyten wesentlich geklärt worden. Wenn

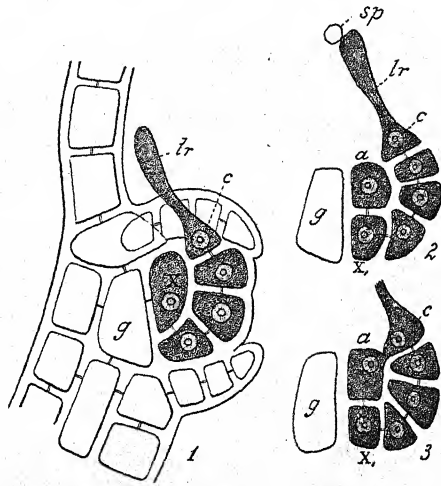


Abb. 77: Schematische Darstellung des Befruchtungsvorganges von *Rhodomela*. — Fig. 1. Längsschnitt durch eine Cystocarpanlage; c Karpogon, tr Trichogyn, g Gliederzelle, x Mutterzelle der Auxiliarzelle, die 3 Zellen unter dem Karpogon bilden den Karpogonast. — Fig. 2. Befruchtungsvorgang; a Auxiliarzelle, x Basalzelle, sp Spermatium. — Fig. 3. Verbindung der Eizelle mit der Auxiliarzelle. — Nach Falkenberg.

zunächst von den noch wenig geklärten *Bangieae* abgesehen wird, so ergeben sich zwei Gruppen³⁾.

Bei der einen Gruppe (viele *Nemalionales*) finden sich Monosporen und Sexualorgane. Nach der Befruchtung, bzw. nach Vereinigung der befruchteten Karpogonzelle mit der Auxiliarzelle tritt sofort Reduktionsteilung ein. Die befruchtete Karpogonzelle ist demnach die einzige diploide Zelle. Die ganze übrige Pflanze ist haploid; es ist also wohl ein Phasenwechsel, aber kein Generationswechsel vorhanden. Svedelius hat diese Gruppe als die der haplobiontischen Florideen bezeichnet.

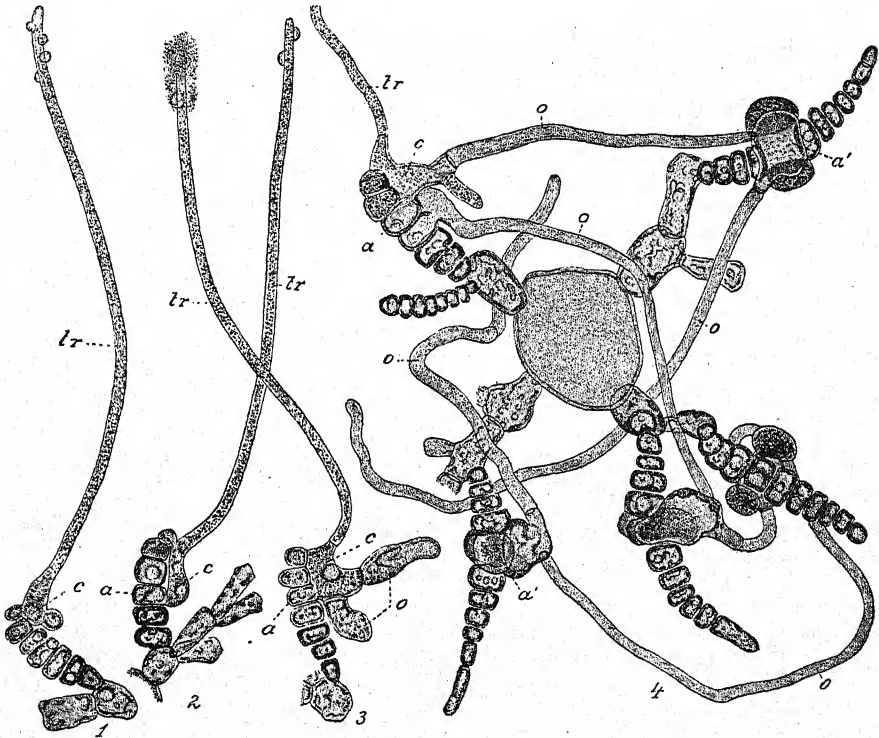


Abb. 78. Befruchtungsvorgang von *Dudresnaya coccinea*. — Fig. 1. Thallusast mit Karpogon *c*; *tr* Trichogyn. — Fig. 2. Verbindung des befruchteten Karpogons mit der Auxiliarzelle *a*. — Fig. 3. Austreiben der Ooblastemfäden *o*. — Fig. 4. Verbindung der Ooblastemfäden *o* mit Auxiliarzellen *a*. — 400fach vergr. — Nach Bornet.

Bei der zweiten Gruppe, der der haplo-diplobiontischen Florideen, finden sich monözische oder diözische Geschlechtsindividuen und ungeschlechtliche Tetrasporangien-Individuen. Die ersteren sind haploid. Nach der Befruchtung bilden sich die Gonimoblaste, welche geradeso wie die Karposporen diploid sind. Die Reduktionsteilung erfolgt erst bei der Bildung

³⁾ Vgl. die übersichtliche Darstellung in Svedelius N., Das Problem d. Gen.-Wechs. bei d. Florid. Naturw. Wochenschr., N. F., XV., 1916.

der Tetrasporen auf der aus den Karposporen hervorgehenden Tetrasporenpflanze. Hier liegt also ein deutlicher antithetischer Generationswechsel vor. Auf den haploiden Gametophyt, die Geschlechtsorgane tragende Pflanze, folgt der Sporophyt, der in zwei Abschnitte zerfällt: in die Gonimoblaste einerseits und in die Tetrasporenpflanzen andererseits; erstere stehen in ernährungsphysiologischem Zusammenhange mit dem Gametophyten, letztere sind ernährungsphysiologisch selbständig.

Diese verschiedenen Verhältnisse trennen die Florideen der haplobiontischen Gruppe von den übrigen; sie dürfen als die primitiveren aufgefaßt werden. Von vielen Florideen sind die Fortpflanzungsverhältnisse noch nicht ganz aufgeklärt, dies gilt beispielsweise auch von den Formen, bei denen Tetrasporangien auf den Geschlechtspflanzen vorkommen und von jenen, bei denen Tetrasporen und Monosporen überhaupt noch nicht beobachtet wurden.

Die Rhodophyten sind in großer Gattungs- und Artenzahl im Meerwasser verbreitet; nur wenige bewohnen Süßwasser und auch diese dürften sekundäre Anpassungen an das Süßwasserleben darstellen. Sie sind nur selten und dann meist sekundär freischwimmend, in der Regel anderen Pflanzen oder dem Meeresgrunde angewachsen.

Fossile Rhodophyten sind in großer Zahl beschrieben worden, doch ist die Deutung der meisten dieser Reste eine sehr unsichere. Sichere Rhodophyten sind aus tertiären Ablagerungen bekannt geworden; besonders häufig unter diesen sind Formen mit stark verkalkten Thallomen, welche geradezu gesteinsbildend auftreten (Nulliporenkalke; Leithakalk in Südosteuropa und Kleinasien); einzelne Arten in der Kreide und im Jura.

Fast alle bisher bekannt gewordenen Rhodophyten sind autotroph; sicher parasitisch sind *Actinococcus* und *Harveyella*; letztere entbehrt der für die Rhodophyten sonst charakteristischen Farbstoffe.

Sichere verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Pflanzen sind nicht nachweisbar. Die heute lebenden Formen stellen wohl die Endglieder eines reichverzweigten Stammes dar, dessen frühere Entwicklungsstufen uns fehlen. Eine habituelle Ähnlichkeit mit manchen Chlorophyceen weisen viele Bangieen auf, doch unterscheiden sie sich von jenen durch die ganz wesentlich verschiedene Art der Fortpflanzung; es kann die Frage diskutiert werden, ob die Bangieen zu den Chlorophyceen oder zu den Rhodophyten gehören, ohne daß diese scheinbare Zwischenstellung im Sinne eines genetischen Zusammenhanges dieser beiden Gruppen gedeutet werden darf. Die Ähnlichkeit der sexuellen Fortpflanzung mit der mancher Pilze (*Pyrenomyces*) kann ebensowenig in phylogenetischer Hinsicht verwertet werden⁴⁾, wie die im Generationswechsel gelegene Analogie mit den Cormophyten. Nicht unmöglich erscheint mir, daß unter den Pilzen die *Laboulbeniales* Abkömmlinge der Rhodophyten darstellen, was aber nicht die systematische Stellung der Rhodophyten, sondern nur die Stellung der genannten Pilzgruppe beeinflussen würde.

Das System der Rhodophyten ist von einer definitiven Form noch weit entfernt. Im folgenden sind die Grundzüge des von Schmitz und Hauptfleisch durchgeführten Systems mit Berücksichtigung einiger von Oltmanns vorgenommenen Änderungen dargestellt.

1. Klasse. Bangieae.

Thallus fadenförmig, scheibenförmig oder bandartig, ohne regelmäßige Verzweigung. Vegetative Fortpflanzung durch Monosporen, die oft amöboide Bewegungen aufweisen. Sexuelle Fortpflanzung mit Befruchtung wenig ver-

⁴⁾ Vgl. Dodge B. O., The morphol. rel. of Florid. and the Ascom. Bull. Torr. bot. Club, XLI., 1914.

änderter Thalluszellen, welche manchmal trichogynartige Verlängerungen aufweisen, durch kleine Spermatien. Die befruchtete Eizelle bildet direkt oder nach erfolgter Teilung Sporen aus.

Familie der *Bangiaceae*.

Bangia atropurpurea, in der litoralen Region der Meere, in Europa und Nordamerika auch im süßen Wasser, mit fadenförmigem Thallus; mehrere andere Arten im Meere.

Porphyra (Abb. 73 und Abb. 79, Fig. 7), mit hautförmigem Thallus, im Meerwasser, z. B. *P. leucosticta*; mehrere Arten werden in Ostasien gegessen und zu diesem Zwecke geradezu kultiviert.

Den Bangiaceen werden einige unvollständig bekannte kleine Familien angereiht: *Compsopogonaceae* (*Compsopogon*-Arten im süßen Wasser), *Rhodochaetaceae*, *Thoreaceae* (*Thorea ramosissima* in Bächen und Flüssen Europas, Asiens und Amerikas).

Die Stellung der *Bangiaceae* ist noch kontrovers; sie wurden von mehreren Autoren (besonders von Schmitz und Oltmanns) von den Rhodophyten getrennt und den Chlorophyceen (*Ulothrix*, *Ulva*) angereiht, andererseits als Zwischenglieder zwischen Schizophyceen und Florideen aufgefaßt (M. Ishikawa⁵).

2. Klasse. Florideae.

Thallus fast immer reich gegliedert und regelmäßig verzweigt, wenn scheinbar einfach flächenförmig, dann durch „Verwachsung“ der Äste entstanden. Monosporen oder (zumeist) Tetrasporen. Karpogon mit Trichogyn. Cystocarpien.

1. Ordnung. *Nemalionales*.

Monosporen, seltener Tetrasporen. Befruchtung und Sporenbildung nach Typus I. Cystocarpien mit oder ohne Hüllen. Viele Formen haplobiontisch, ohne Generationswechsel (vgl. S. 138).

1. Familie. *Lemaneaceae*. Thallus borstenartig, gegliedert; Fortpflanzungsorgane im Innern. Süßwasserbewohner.

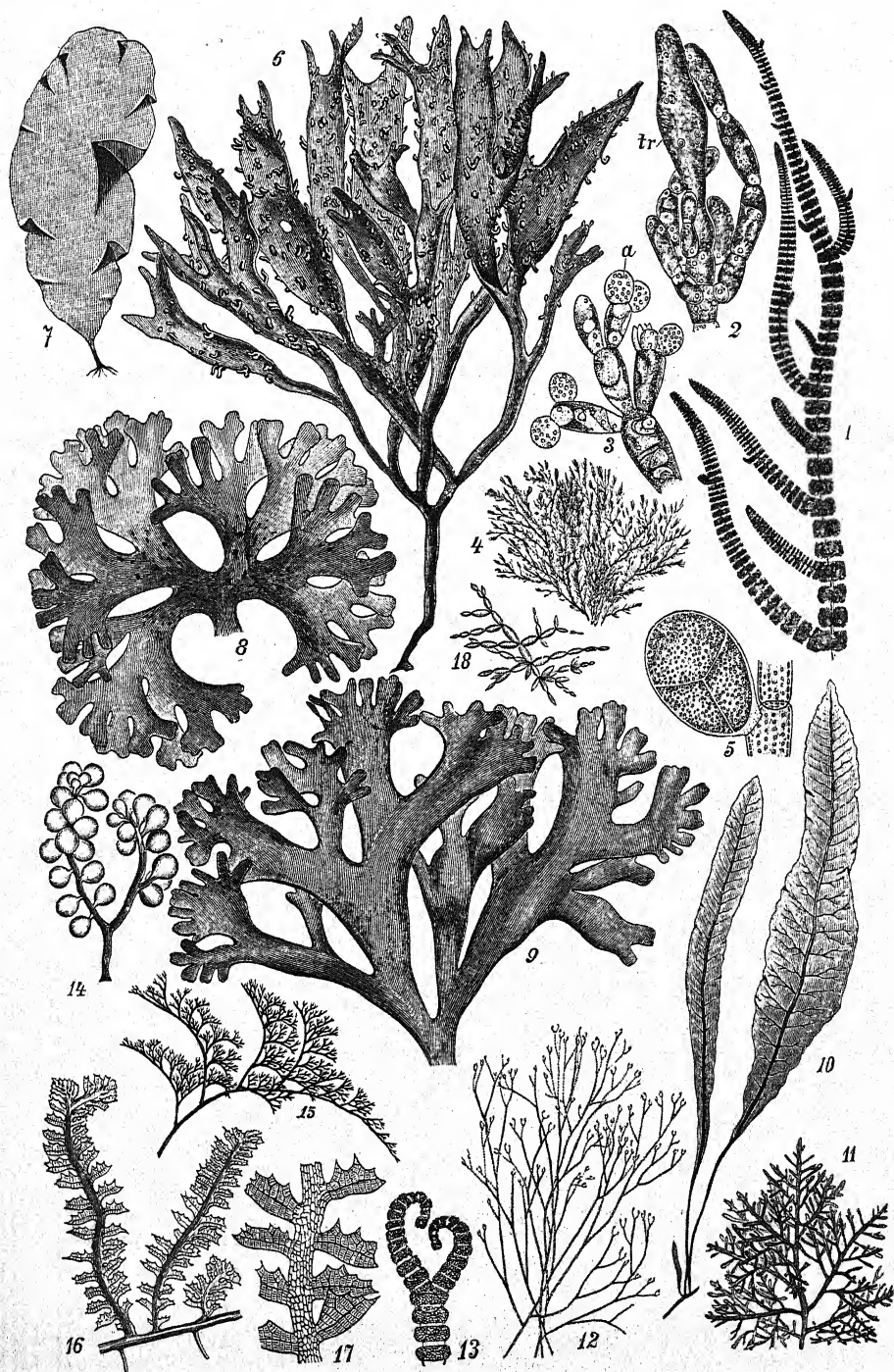
Lemanea fluviatilis, verbreitet.

2. Familie. *Helminthocladaceae*. Thallus fadenförmig, verzweigt; Cystocarpien dem Thallus aufsitzend. Süßwasser- und Meeresbewohner.

Batrachospermum. Fäden mit kugeligen Astwirteln. *B. moniliforme* (Abb. 79, Fig. 1–3) verbreitet im süßen Wasser. Jugendstadien und unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen lebende Thallome von *Batrachospermum*, gleichwie die von *Lemanea*, sehen *Chantransia* ähnlich und wurden irrtümlich als Arten dieser Gattung beschrieben. — *Chantransia*,

⁵) Vgl. Ishikawa M., Cytol. Stud. on *Porphyra tenera*. Bot. Mag. Tokyo, vol. XXXV., 1921.

Abb. 79. *Florideae* (mit Ausnahme von Fig. 7). — Fig. 1–3. *Batrachospermum moniliforme*. Fig. 1 Thallusstück, etwas vergr.; Fig. 2 Karpogon mit Trichogyn *tr*, stark vergr.; Fig. 3 Ast mit Antheridien *a*, stark vergr. — Fig. 4. *Antithamnion americanum*; nat. Gr. — Fig. 5. Tetrasporangium von *Callithamnion corymbosum*; 250fach vergr. — Fig. 6. *Gigartina mamillata*; nat. Gr. — Fig. 7. *Porphyra leucosticta*; nat. Gr. — Fig. 8. *Nitophyllum punctatum*; nat. Gr. — Fig. 9. *Chondrus crispus*; nat. Gr. — Fig. 10. *Delesseria sanguinea*; nat. Gr. — Fig. 11. *Gelidium corneum*; nat. Gr. — Fig. 12. *Ceramium*; nat. Gr. — Fig. 13. Ast davon; vergr. — Fig. 14. *Chrysomenia Uvaria*; nat. Gr. — Fig. 15. *Microcladia borealis*; nat. Gr. — Fig. 16. *Polyzonia elegans*; nat. Gr. — Fig. 17. Stück davon vergr. — Fig. 18. *Lomentaria articulata*; nat. Gr. — Fig. 1–3 nach Sirodot; Fig. 5 nach Hauck; Fig. 4, 6–18 Original.



unregelmäßig verzweigt; *Ch. corymbifera*. — Ob die *Ch.*-Arten mit Tetrasporen hieher gehören, erscheint fraglich⁶⁾. — *Nemalion*, marin (Abb. 75).

3. Familie. *Chaetangiaceae*. Thallus stielrund oder abgeflacht, verzweigt; Cystocarprien dem Thallus eingesenkt. Meeresbewohner.

Bei dieser und der folgenden Familie müssen weitere Untersuchungen erst zeigen, ob haplobiontische und haplodiplobiontische Formen in derselben Familie vorkommen oder ob trotz des Vorkommens von Tetrasporen alle Arten haplobiontisch sind oder ob endlich eine vollkommen neue systematische Gruppierung Platz greifen muß.

Chaetangium, *Galaxaura*, *Scinaia* (letztere sicher haplobiontisch) (Abb. 76).

4. Familie. *Gelidiaceae*. Thallus stielrund oder flach, verzweigt. Cystocarprien Anschwellungen an den Verzweigungen des Thallus bildend. Meeresbewohner.

Gelidium-Arten (z. B. *G. corneum*, Abb. 79, Fig. 11; *G. cartilagineum*) liefern Agar (Gelatine für bakteriologische Zwecke, Nahrungsmittel).

2. Ordnung. *Gigartinales*.

Tetrasporen. Befruchtung und Sporenbildung nach Typus II. Nach Verbindung der aus der befruchteten Karpogonzelle hervorgegangenen Zellen mit den Auxiliarzellen entstehen lange sporogene Fäden, welche im Gewebe des Thallus Karposporenhäufen bilden.

5. Familie. *Acrotylaceae*. — 6. Familie. *Wrangeliaceae*.

7. Familie. *Gigartineaceae*. Thallus stielrund oder flach, vielfach fleischig, gabelig oder fiederig, zumeist in einer Ebene verzweigt. Cystocarprien dem Thallus eingesenkt, welcher an den betreffenden Stellen oft warzenartig aufgetrieben ist. Meeresbewohner.

Chondrus crispus (Abb. 79, Fig. 9) vorherrschend in nördlichen Meeren, liefert das Carrageen (Irländisches Moos, Perlmoos, Knorpeltang), welches medizinisch verwendet wird und auch eine technisch verwertbare Gallerte liefert. — *Gigartina mamillata* (Abb. 79, Fig. 6) von gleicher Verbreitung und Verwendung wie vorige. — *Gymnogongrus*, *Calophyllis*.

8. Familie. *Rhodophyllidaceae*. Der vorigen Familie ähnlich. Meeresbewohner.

Catenella Opuntia, sehr verbreitet. — *Eucheuma spinosum* des Indischen Ozeans liefert Agar.

3. Ordnung. *Rhodymeniales*.

Tetrasporen. Befruchtung und Sporenbildung nach Typus II. Auxiliarzellen werden erst nach Befruchtung des Karpogons gebildet. Die sporogenen Zellen bilden häufig im Innern des Cystocarps ein eigenartiges Gewebe, den „Fruchtkern“. Die aus der Auxiliarzelle hervorgegangene Fußzelle verschmilzt häufig mit benachbarten Zellen zu großen vielkernigen Fusionszellen, welche ernährungsphysiologische Aufgaben zu haben scheinen.

⁶⁾ Vgl. über *Ch.* und *Ch.*-ähnliche Formen: Brand F. in Hedwigia, 44. Bd., 1909. — Bornet E. in Bull. soc. bot. de France, t. 51, 1904. — Kolderup-Rosenvinge L., The mar. Alg. of Denm., 1909.

9. Familie. **Sphaerococcaceae**. Thallus stielrund oder flach, gabelig geteilt oder seitlich verzweigt, häufig gallertig. „Fruchtkern“ deutlich. Meeresbewohner, besonders in den australischen Meeren.

Gracilaria lichenoides der indisch-chinesischen Gewässer liefert Agar. — *Hypnea*, *Sphaerococcus*.

10. Familie. **Rhodymeniaceae**. Der vorigen Familie ähnlich. „Fruchtkern“ fehlt.

Verbreitet: *Rhodymenia palmata*, *Chrysomenia ventricosa*, *Ch. Uvaria* (Abb. 79, Fig. 14), *Lomentaria articulata* (Abb. 79, Fig. 18), *Plocamium coccineum* u. a.

4. Ordnung. **Ceramiales**.

Tetrasporen. Befruchtung und Sporenbildung nach Typus II. Die die Verbindung zwischen den befruchteten Eizellen und der Auxiliarzelle herstellenden Fäden ganz kurz. Vorherrschend Zentralfadentypus.

11. Familie.* **Delesseriaceae**. Der vorigen Familie ähnlich. „Fruchtkern“ aber mit einer am Scheitel durchbohrten Hülle; Thallus häufig flächenförmig verbreitert. Meeresbewohner, besonders in wärmeren Meeren.

Artenreiche Gattungen: *Nitophyllum* (*N. punctatum*, Abb. 79, Fig. 8), *Delesseria* (*D. sanguinea*, Abb. 79, Fig. 10).

12. Familie. **Bonnemaisoniaceae**.

13. Familie. **Rhodomelaceae**. Cystocarp dem Thallus außen mit einem Stiele aufsitzend, von einem Gehäuse umgeben. Thallus stielrund, flach oder fadenförmig, meist reich verzweigt. Meeresbewohner.

Artenreiche Gattungen: *Chondria* (*Ch. tenuissima* in Meeren wärmerer Gebiete), *Polysiphonia* (vgl. Abb. 72, Fig. 1 u. 2, z. B. *P. violacea* im Atlantischen Ozean und Mittelmeer sehr verbreitet, *P. variegata*, *P. urceolata*), *Bostrychia*, auch im Brackwasser; *Odonotalia*, *Heterosiphonia*, *Dasya* (z. B. *D. elegans*).

14. Familie. **Ceramiaceae**. Der vorigen Familie ähnlich; Cystocarp nackt oder von Hüllzweigen umgeben. Meeresbewohner.

Artenreiche oder verbreitete Gattungen: *Lejolisia* (*L. mediterranea* im Mittelmeer), *Ptilothamnion* (*P. pluma* in den europäischen Meeren), *Griffithsia* (*G. corallina* im Atlantischen Ozean), *Callithamnion* (Abb. 79, Fig. 5) (*C. roseum*, *corymbosum* u. a.), *Plumaria* (*P. elegans* im Atlantischen Ozean), *Ptilota* (*P. plumosa* im Atlantischen Ozean), *Antithamnion* (Abb. 79, Fig. 4) (z. B. *A. cruciatum* im Atlantischen Ozean und Mittelmeer), *Ceramium* (Abb. 79, Fig. 12 u. 13) (z. B. *C. rubrum* sehr verbreitet).

5. Ordnung. **Cryptonemiales**.

Tetrasporen. Befruchtung und Sporenbildung nach Typus III.

16. Familie. **Gloiopeltidaceae**.

Gloiopeltis tenax (China, Japan) wird in China zur Bereitung eines zähen Leimes verwendet, mehrere Arten in Japan als Nahrungsmittel.

17. Familie. **Grateloupiaceae**.

Halymenia, *Grateloupia*.

18. Familie. **Dumontiaceae**.

Dumontia, *Dudresnaya* (Abb. 78).

19. Familie. *Nemastomataceae*.

Schizymenia, *Nemastoma*.

20. Familie. *Rhizophyllidaceae*. Cystocarpien zu mehreren in verdickten Thallusabschnitten vereinigt.

Chondrococcus, *Rhizophyllis* (*R. Squamaria* im Mittelmeer).

21. Familie. *Squamariaceae*. Thallus blatt- oder krustenartig.

Peyssonnelia Squamaria im Mittelmeer.

22. Familie. *Corallinaceae*. Thallus fadenförmig oder keulenförmig und verzweigt oder blattartig oder krustenförmig, fast immer in höherem oder

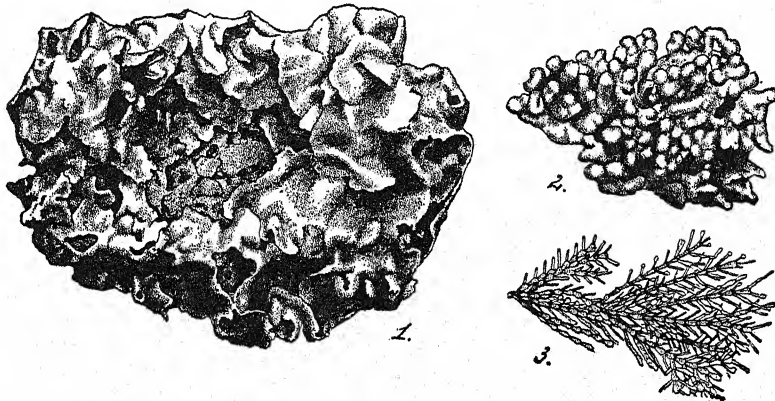


Abb. 80. *Corallinaceae*. — Fig. 1. *Lithophyllum expansum* var. *agariciforme*. — Fig. 2. *Lithothamnion crassum*. — Fig. 3. *Corallina officinalis*. — Nat. Gr. — Original.

geringerem Maße verkalkt und darum oft korallenartig. Tetrasporangien, Antheridien und Karposporen in Konzeptakeln. Meeresbewohner.

Lithothamnion. Thallus festsitzend, höckerig oder korallenartig mit dicken Ästen (z. B. *L. fasciculatum* im Mittelmeer und im Atlantischen Ozean, *L. glaciale* im nördlichen Eismeere u. a.) (Abb. 80, Fig. 2). — *Lithophyllum*. Thallus flach, verbogen und gelappt (z. B. *L. lichenoides* im Atlantischen Ozean, *L. expansum* im Mittelmeer) (Abb. 80, Fig. 1); gleichwie die vorige Gattung Kalkriffe bildend. — *Corallina*. Thallus verzweigt und gegliedert: *C. officinalis* (Abb. 80, Fig. 3) und *C. mediterranea* im Atlantischen Ozean und Mittelmeer; *C. rubens* im Mittelmeer; alle ehemals officinell. — *Melobesia*. Krustenförmig, oft auf perennierenden Teilen von Algen, Muscheln u. dgl. — *Amphiroa*.

Die rote Krusten bildende Gattung *Hildenbrandia* (*H. prototypus*, verbreitet im nördlichen Atlantischen Ozean, *H. rivularis* in Gebirgsbächen Europas) ist unvollständig bekannt und bezüglich ihrer systematischen Zugehörigkeit ganz zweifelhaft.

VI. Stamm. Euthallophyta.

Einzellig, Cönobien bildend oder vielzellig. Zelle stets mit Differenzierung in Membran, Cytoplasma und Kern. Die selbständig assimilierenden Formen mit an Chromatophoren gebundenem Chlorophyll. Geschlechtliche Fortpflanzung vorhanden oder fehlend.

Der Stamm der Euthallophyten zerfällt in zwei durch die Ernährungsart wesentlich verschiedene Klassen, in eine Reihe von Formen mit gefärbten Chromatophoren und infolgedessen mit der Fähigkeit der Kohlensäureassimilation (1. Klasse *Chlorophyceae*) und in eine Reihe ohne Kohlensäureassimilation und ohne gefärbte Chromatophoren (2. Klasse *Fungi*). Die Verschiedenheit in der Ernährung geht Hand in Hand mit einer so großen Anzahl morphologischer Unterschiede, daß eine Abgrenzung der zwei Klassen im allgemeinen nicht schwer fällt; diese Unterschiede sind so groß, daß die Beziehungen der beiden Klassen zueinander vielfach schwerer aufzudecken als die Verschiedenheiten zu konstatieren sind. Zweifellos ist die Klasse der *Chlorophyceae* die relativ ursprünglichere; die Klasse der *Fungi* umfaßt abgeleitete Formen.

1. Klasse. Chlorophyceae. Grünalgen¹⁾.

(Algen im engeren Sinne.)

Einzellig, dabei einzeln lebend oder in Cönobien, oder vielzellig; im letzteren Falle häufig mit morphologischen Unterschieden zwischen Basis und Spitze. Jede als Zelle erscheinende Einheit enthält 1— ∞ Zellkerne. Im Plasma finden sich distinkte, verschieden geformte, meist plattenförmige oder rundliche Chromatophoren, die durch Chlorophyll grün gefärbt sind;

¹⁾ Rabenhorst L., *Flora Europaea Algarum*, Leipzig 1864—1868. — Kützing F. T., *Phycologia generalis*, Leipzig 1843; *Species Algarum*, Leipzig 1849; *Tabulae phycologicae*, I—XX, 1845—1870. — Naegeli C., *Gattungen einzelliger Algen*, Zürich 1849. — Pringsheim N., *Beitr. zur Morphol. u. Systemat. der Algen* (Jahrb. f. wissensch. Bot., 1850—60). — Wood H., *Contrib. to the hist. of Fresh-Water Alg.* 1872. — Kirchner O., *Kryptogamen-Flora von Sachsen*, II. Bd., 1. Hälfte, 1878. — Hansgirg A., *Prodr. e. Alg. Fl. v. Böhmen*, 2 Bde. 1886—1892. — Wolle Fr., *Fresh-Water Algae of Un. States*, 2 Bde. 1887. — De Toni G. B., *Sylloge Algarum*, I—V, 1889—1907. — Wille N. in Engler u. Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.*, I. T., 2. Abt., 1890—1891; *Nachträge hiezu* 1911; *Studien über Chlorophyceae*, I—VII. *Vidensk. Skrift.*, I., 1900, VIII bis XIV. *Nyt. Magaz.*, 41., 1903. — Wildeman E. de, *Flore d. Alg. d. Belg.* 1896. — Bohlin K., *Utkast till de gröna alg.*

daneben läßt sich ein gelber, in die Gruppe der Karotine gehörender Farbstoff (Xanthophyll) nachweisen. In dieselbe Gruppe gehört das rote, häufig an Fett gebundene Haematochrom, das manchmal auffallende Färbungen (*Haematococcus*, *Trentepohlia*, „Augenflecke“ vieler Zoosporen etc.) hervorruft. Häufige Organe der Zellen sind Pyrenoide, die mit der Stärkebildung im Zusammenhange stehen. Die Zellmembran besteht aus Zellulose, ist in der Regel ringsum geschlossen, zeigt oft Tendenz zur Gallertbildung und ist nicht selten mit kohlensaurem Kalke inkrustiert (*Characeae*, *Dasycladaceae* etc.). Vegetative Fortpflanzung, bzw. Vermehrung, findet in mannigfacher Weise statt: durch einfache Teilung bei einzelligen Formen, durch Fragmentation der Cönobien und nachfolgende Vermehrung der losgelösten Zellen oder Zellgruppen, durch Umwandlung einzelner Zellen in meist dickwandige Fortpflanzungsorgane (Akineten), durch aus dem Zellinnern freiwerdende Protoplasten, die sich, ohne Bewegung erlangt zu haben, mit neuer Membran umgeben (Aplanosporen), endlich und insbesondere durch anfangs membranlose Schwärmsporen (Zoosporen), welche in Ein- oder Mehrzahl aus dem Inhalte einer Zelle (Zoosporangium) gebildet werden und sich mit Cilien ($1-\infty$) frei im Wasser bewegen. Aus der zur Ruhe gekommenen Zoospore wird entweder sofort ein neues Individuum (bzw. Cönobium) oder zunächst eine Dauerspore. ‘Geschlechtliche Fortpflanzung kommt in allen Abstufungen von der Gameten-Kopulation bis zur Eibefruchtung vor. In den einfachsten Fällen findet Kopulation morphologisch gleicher, den Zoosporen ähnlicher Gameten (Iso- oder Homogameten) statt; dieselben bilden entweder eine bewegliche Zygozoospore oder gehen sofort in eine ruhende Zygoospore oder Zygote über. Dem einfachsten Fall der Eibefruchtung nähert sich die Kopulation größerer weiblicher mit kleineren männlichen Gameten (Heterogameten) (bei *Bryopsis*, *Codium* u. a.) Am häufigsten wird bei der Eibefruchtung eine ruhende, im Oogonium eingeschlossene Eizelle (mehrere Eizellen in einem Oogonium bei *Sphaeroplaca*) durch bewegliche in Antheridien ausgebildete Spermatozoiden befruchtet. Das Resultat der Befruchtung ist die Oospore. Oosporen haben vielfach den

och arkeg. fylog. Upsala 1901. — Blackmann F. F. a. Tansley A. G., A revis. of the classific. of the green Algae. New Phytolog., I., 1902. — Chodat R., Algues vertes d. l. Suisse, 1902. — Ernst A., Siphoneen-Studien. I., Beih. bot. Zentralbl., XIII., 1902; II., a. a. O., XVI., 1904; III., a. a. O., XVI., 1904. — West G. S., A Treat. on the Brit. Alg. 1904. — Oltmanns F., Morphol. u. Biolog. d. Algen. I., 1904, II., 1905; zweite Auflage, I., 1922 (hier nicht mehr berücksichtigt); Algen in Handwörterbuch d. Naturw., I., 1912. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., 1907. — Migula W., Krypt.-Flora v. Deutschl. etc., Bd. II., 1907. — Collins L. S., Green Alg. of N. Am. Tufts. Coll. Stud., vol. II., 1909. — Coupin H., Les alg. du globe. Tom. I., Paris 1912. — Chodat R., Monogr. d’Alg. en cult. pure. Bern 1913. — Brunnthaler J., Die syst. Glied. d. Protoc. Verh. z. b. Ges. Wien, LXIII. Bd., 1913. — Pascher A., Süßwasserflora, Heft 5 u. 6, 1914 u. 1915. — Neuenstein H., Üb. d. Bau d. Zellkerns b. d. Alg. u. seine Bed. f. ihre Syst. Arch. f. Zellforsch., XIII. Bd., 1914. — West G. S., *Algae*. Vol. I. Cambridge 1916. — Tilden S. T., Index Algarum univ. Univ. Card-index. Minneapolis, 1916. — Smith G. M., Cyt. Stud. in the *Protoc.* I.—III. Ann. of Bot. XXX. u. XXXI., 1916 u. 1918; A. Monogr. of the gen. *Scenedesmus*. Transact. Wisconsin Akad. 1916.

Charakter resistenzfähiger Dauersporen. In einzelnen Fällen (bei *Coleochaete*) kommt es zur Ausbildung von das Oogonium umhüllenden Zellen. Umbildung der Eizellen zu Oosporen ohne Befruchtung (Parthenogenese) kommt vor. Aus den Oosporen wird entweder sogleich wieder ein vegetatives Stadium oder es entstehen zunächst Zoosporen. Als Reservestoff findet sich in Zygoten und Oosporen, sowie in vegetativen Zellen vorherrschend Amylum.

Bei keiner Chlorophyceen ist bisher ein antithetischer Generationswechsel gefunden worden. In allen daraufhin untersuchten Fällen konnte festgestellt werden, daß unmittelbar auf die Zygoten-, respektive Oosporenbildung die Reduktionsteilung folgt²⁾. Alle Chlorophyceen sind demnach Haplobionten. Der so häufig vorkommende Wechsel von vegetativer und sexueller Fortpflanzung spielt sich in der Haplophase ab, ist daher homologer Generationswechsel.

Die meisten Chlorophyceen leben dauernd im Wasser, wenige außerhalb des Wassers an feuchten Orten (z. B. *Trentepohlia*), doch haben manche Formen die Fähigkeit, längere Zeit außerhalb des Wassers lebensfähig zu bleiben (z. B. *Pleurococcus*, besonders Dauersporen). Nicht wenige Chlorophyceen leben epiphytisch auf Wasserpflanzen oder auf der Oberfläche von Tieren, manche im Innern pflanzlicher Gewebe (*Chlorochytrium*, *Endosphaera*, *Endoderma*, *Chaetosiphonia* u. a.), oder im Innern von Gehäusen und Schalen wasserbewohnender Tiere (*Gomontia*, *Tellamia*, *Gongrosira* u. a.). Mit Rücksicht auf die Beziehungen der Pilze zu den Chlorophyceen sind von besonderem Interesse Formen, welche morphologisch zweifelloso Chlorophyceen sind, sich aber ganz an die saprophytische oder parasitäre Lebensweise angepaßt haben (parasitisch z. B. *Phyllobium dimorphum* auf *Lysimachia*, *Phyllosiphon Arisari* auf *Arisarum*, *Rhodochytrium* auf *Spilanthes* u. a.).

Was die eventuellen genetischen Beziehungen der Euthallophyten zu anderen Organismengruppen anbelangt, so sind Beziehungen zu den Myxophyten, Schizophyten, Zygothyten, Phaeophyten und Rhodophyten nicht nachweisbar; ebensowenig läßt sich Sicheres über Beziehungen zwischen den Euthallophyten und dem weiterhin zu behandelnden Stamme der Cormophyten angeben, wenn auch die Annahme diskutabel erscheint, daß die Chlorophyceen den Typus der Vorläufer der Cormophyten repräsentieren. Ungezwungen lassen sich die Chlorophyceen auf Flagellaten zurückführen. Speziell die einfachsten *Volvocales* (*Chlamydomonadaceae*) stehen den Flagellaten so nahe, daß es mehr eine Frage systematischer Zweckmäßigkeit ist, ob man sie zu diesen oder zu den Chlorophyceen stellen will. Auch der Flagellatenbau der Zoosporen der meisten Chlorophyceen spricht deutlich für die Herkunft derselben von flagellaten-ähnlichen Organismen.

Es ist nicht möglich, sämtliche Chlorophyceen als Glieder einer Entwicklungsreihe anzusehen, es scheinen vielmehr Endglieder verschiedener Entwicklungsreihen vorzuliegen.

Drei Hauptentwicklungsrichtungen lassen sich innerhalb der Chlorophyceen nachweisen. Die erste, zweifellos den primären Zustand noch am ehesten repräsentierende Gruppe ist die der *Volvocales* mit beweglichen vegetativen Stadien; sie schließt mit den einfachsten Formen, wie schon erwähnt, an die Flagellaten an und findet ihren Abschluß

²⁾ Vgl. Allen Ch., Die Keimung der Zygote v. *Coleochaete*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 23. Bd., 1905. — Oehlkers F., Beitr. z. Kenntn. d. Kernth. bei *Chara*. A. a. O., 34. Bd., 1916. — Zimmermann W., Entwicklungsgesch. u. Zytol. v. *Volvox*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60, 1921.

in hochorganisierten Formen mit sexueller Fortpflanzung (*Volvox*). Von dieser Entwicklungsreihe dürften schon früh zwei andere Reihen abgezweigt haben, in denen es auf verschiedenem Wege zur Vielzelligkeit kam. In der einen Reihe, der der *Ulotrichales*, kam es durch succedane vegetative Zellteilungen in Verbindung mit sofortigem Selbständigwerden der neuen Zellen zunächst zur Cönobienbildung und fernerhin zu vielzelligen Formen mit einkernigen Zellen; wir sehen vielzellige Formen mit deutlich differenzierten Sexualorganen (*Coleochaetaceae*) als die Endglieder dieser Entwicklungsreihe. In einer zweiten Reihe kam es zunächst durch längeres Verbleiben der Teilungsprodukte in der Mutterzelle zu einer Cönobienbildung, dann durch Unterbleiben der selbständigen Ausgestaltung der Teilungsprodukte zur Entstehung von eigentümlichen „vielkernigen Zellen“ (Cöloblasten), die für viele *Siphonales* höchst charakteristisch sind. Diese Annahme führt zu der auch sonst natürlich erscheinenden Auffassung der Cöloblasten als vielzelliger Pflanzen, deren Einzelzellen (Energiden) nicht durch Membranen von einander getrennt sind.

Übergangsglieder zwischen dem Typus der *Volvocales* mit einzelligen beweglichen vegetativen Stadien und den vielzelligen Formen mit unbeweglichen vegetativen Zellen bilden zum Teil die unter dem Namen der *Protococcales* zusammengefaßten Familien. Die *Siphonocladales* vermitteln den Übergang von den *Siphonales* zu den stark abgeleiteten *Charales*.

Sichergestellte fossile Reste von Chlorophyceen, welche das System der lebenden Formen wesentlich ergänzen würden, sind bisher nicht bekannt geworden. Am interessantesten ist eine Anzahl fossiler *Dasycladaceen*, von denen einige auf Seite 168 abgebildet sind; fossile Characeen sind schon aus Juraablagerungen bekannt geworden.

Das System der Chlorophyceen ist nach dem Gesagten von einem Abschlusse noch weit entfernt. Wir erhalten den Eindruck, daß wir in den im Nachstehenden angeführten Ordnungen vielfach Formen von analoger entwicklungsgeschichtlicher Höhe zusammenfassen. Die folgende Aufzählung schließt sich dem System von Wille mit einigen Abänderungen an.

Als eine eigene, von den Chlorophyceen verschiedene Organismengruppe wurde in neuerer Zeit vielfach die der *Heterocontae*³⁾ aufgefaßt (gelbgrüne Chromatophoren, Zoosporen mit ungleichen Geißeln, Zweiteiligkeit der Membran, fettes Öl als Assimilationsprodukt). Ohne die systematische Bedeutung dieser Merkmale leugnen zu wollen, kann man doch ein definitives Urteil über Stellung und Umfang dieser Organismengruppe noch nicht abgeben. Von den im folgenden genannten Algen werden zu den *H.* gestellt: *Botryococcaceae*, *Halosphaera*, *Botrydiopsis*, *Chlorothecium*, *Ophiocytium*, *Tribonema*, *Botrydium*.

1. Ordnung. *Volvocales*⁴⁾.

Vegetative Zustände (Einzelindividuen oder ganze Cönobien) durch Cilien frei beweglich. Einzelne Zellen oder durch eine gemeinsame Hülle verbundene einzellige Individuen. Vegetative Vermehrung durch Teilung der Zelle und Freiwerden der Teilprodukte oder durch Teilung einzelner Zellen

³⁾ Vgl. Bohlin K., Zur Morphol. u. Biol. einzellig. Alg. Ofvers. af kgl. Svensk Vet. Akad. Förh. 1897, Nr. 9. — Luther, Bih. ill. kgl. Svensk Vet. Akad. Handl., XXIV., Afd. III., Nr. 13, 1899. — Pascher A., Zur Gliederung der Heterokonten. Hedwigia, Bd. LIII, 1912; Üb. Flag. u. Algen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 32. Bd., 1914; Üb. die Übereinst. zw. Diat., Heterok. u. Chrysomon. a. a. O., 39. Bd., 1921.

⁴⁾ Vgl. die Literaturzusammenstellung in Wille, Nachtr. zu d. Natürl. Pflanzenfam. S. 15, ferner: Janet C., Le *Volvox*. Limoges 1912. — Korschikoff A., *Spermatozopsis exsultans* nov. g. et sp. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXI., 1913. — Artari A., Zur Physiologie der Chlamydomonaden. Jahrb. f. wiss. Bot., LII u. LIII., 1913 und 1914. — Spargo M. W., The gen. *Chlamydomonas*. Washington 1913. — Desroche P., Observ. morph. s. l. Volv. Ass. franc. Sc. Sess. d. Tunis 1913. — Hartmann M., Unters. üb. d. Morph. u. Phys. d. Phytomonadinen. Arch. f. Protistenk., Bd. 39 u. 43, 1918 u. 1921; Sitz. Akad. Berl., 1917. — Shaw W. R., *Besseyosphaera*. Bot. Gaz. Vol., LXI, 1916; *Campbelllosphaera*. Philipp. Journ. of Sc. 1919.

des Cönobiums und Vereinigung der Tochterzellen zu neuen Cönobien. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Gametenkopulation oder Eibefruchtung. Zumeist Süßwasserbewohner, nur wenige Formen Bewohner des brackischen und des Meereswassers.

1. Familie. *Polyblepharidaceae*. Individuen einzellig, nicht in Cönobien lebend, ohne feste Zellmembran.

Polyblepharis, *Pyramimonas* in Süßwasser, *Dunaliella* in Salinen.

2. Familie. *Chlamydomonadaceae*. (Abb. 81.) Individuen einzellig, nicht in Cönobien lebend. Zoosporen (2—8 in jeder Zelle), gelegentlich Teilung des Zellinhaltes in unbewegliche Tochterzellen („Palmella-Stadien“), Gametenkopulation. Freiwerdende Palmellen, Zygoten, auch gelegentlich ganze vegetative Individuen nehmen den Charakter dickwandiger Dauersporen an.

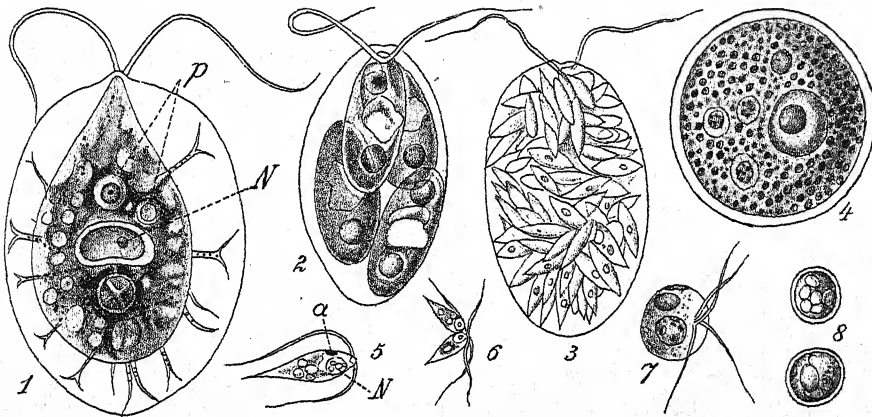


Abb. 81. *Chlamydomonadaceae*. — Fig. 1–8. *Haematococcus droebakenensis*; Fig. 1 vegetatives Individuum; Fig. 2 Teilungsvorgang; Fig. 3 Gametenbildung; Fig. 4 Dauerstadium; Fig. 5 Gamete; Fig. 6 Gametenkopulation; Fig. 7 Kopulationsprodukt; Fig. 8 Zygoten. — N Kern, a „Augenfleck“, p Pyrenoide. — Alle Figuren stark vergr. — Nach Wollenweber.

Haematococcus (Abb. 81, Fig. 1–8). Im ruhenden Zustande ist der Zellinhalt durch Hämatochrom rot gefärbt. *H. pluvialis* in kleinen Wasseransammlungen, den Boden derselben oft rot färbend. — *Chlamydomonas nivalis* auf Schneefeldern, „roter Schnee“. — Beachtenswert sind farblose, heterotrophe Formen, so *Polytoma*, *Tetrahlepharis*.

3. Familie. *Phacotaceae*. Von voriger Familie verschieden durch die aus zwei Schalen bestehende Wand.

Phacotus, *Pteromonas*. — Heterotrophe Nebenform *Chlamydolepharis*.

4. Familie. *Volvocaceae*. (Abb. 82 u. 83.) Individuen zu bestimmt geformten Cönobien vereinigt. Vegetative Fortpflanzung durch Teilung von Individuen; die Tochterindividuen vereinigen sich schon in der Mutterzelle zu einem neuen Cönobium; Gametenkopulation und Eibefruchtung mit Eizellen und Spermatozoiden.

Gonium pectorale (Abb. 82, Fig. 1 u. 2), kleine, aus 4–16 Zellen bestehende Tafeln bildend, Gametenkopulation; im Süßwasser sehr häufig. — *Stephanosphaera pluvialis*, achtzellige Cönobien in kugelförmigen Hüllen, Gametenkopulation; Zellen in einer Ebene;

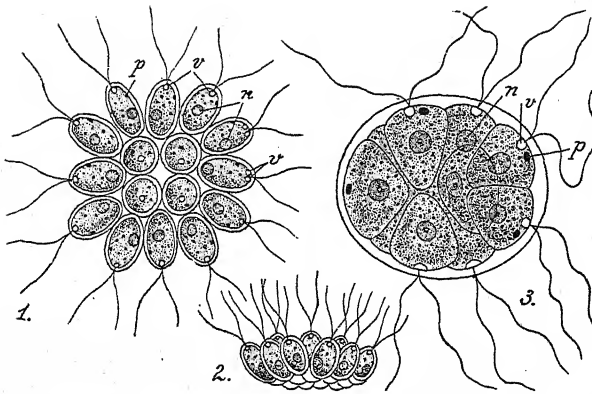


Abb. 82. Volvocaceae. — Fig. 1 u. 2. *Gonium pectorale*. Fig. 1 Cönobium von oben, Fig. 2 von der Seite gesehen; 350fach vergr. — Fig. 3. *Pandorina morum*, 16zelliges Cönobium; 480fach vergr. — n Nucleus, v Vakuole, p Pigmentfleck. — Fig. 1 u. 2 nach Stein, 3 nach Pringsheim.

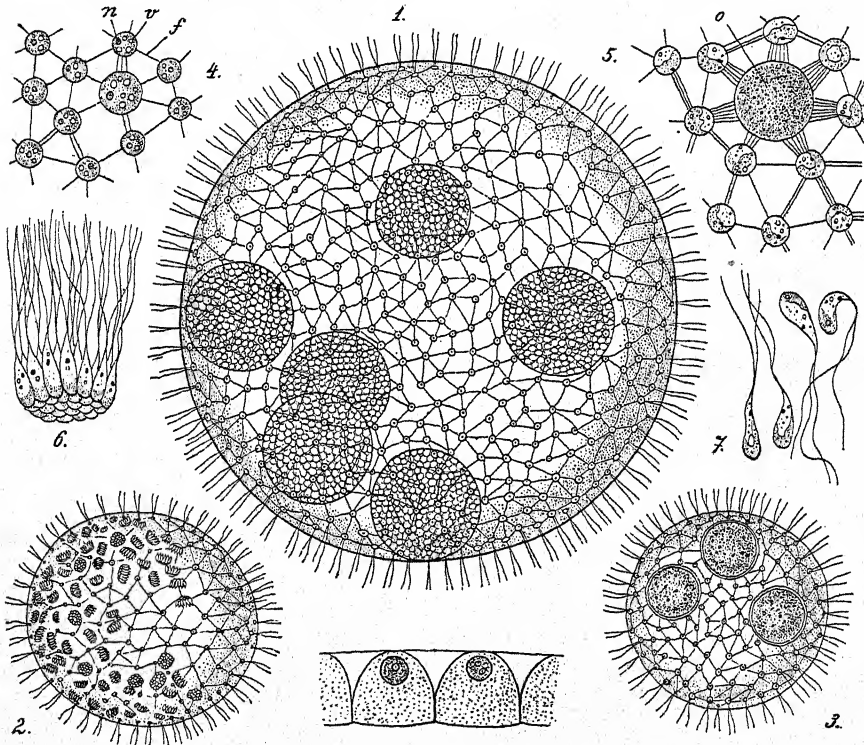


Abb. 83. Volvocaceae. — Fig. 1–7. *Volvox aureus*. Fig. 1 Cönobium mit veget. entstanden Tochterkolonien, 100fach vergr.; Fig. 2 männliches Cönobium mit Spermatozoiden, 180fach vergr.; Fig. 3 weibliches Cönobium mit 3 Oosporen, 180fach vergr.; Fig. 4 Stück aus einem Cönobium mit einer durch die Größe auffallenden Spermatozoidenmutterzelle, 600fach vergr.; Fig. 5 Stück eines Cönobiums mit junger Eizelle (o), 600fach vergr.; Fig. 6 Spermatozoidenbündel, 680fach vergr.; Fig. 7 Spermatozoiden, 800fach vergr. — Fig. 8. Querschnitt durch den peripheren Teil eines Cönobiums von *Volvox tertius* mit 2 von Gallerte umhüllten Zellen; stark vergr. — v Vakuole, n Nucleus, f Verbindungsfäden. — Fig. 1–7 nach Klein, 8 nach A. Meyer.

in Regenpfützen häufig. — *Pandorina morum* (Abb. 82, Fig. 3), 16- bis 32zellige kugelige Cönobien, Zellen allseitig, Gametenkopulation; im Süßwasser verbreitet. — *Eudorina elegans*, Cönobien bis 32zellig, Zellen allseitig, Eibefruchtung; Süßwasser. — *Volvox* (Abb. 83, Fig. 1—8), mit vielzelligen Cönobien (120—22.000 Zellen), deren Zellen meist durch Plasmafäden miteinander verbunden sind; der Bau der Cönobien nähert sich stark dem eines vielzelligen Individuums. Eibefruchtung. Häufige und oft massenhaft auftretende Arten des süßen Wassers: *V. globator* mit eckigen, durch derbe Stränge miteinander verbundenen Zellen, *V. aureus* mit kugeligen, durch sehr feine Fäden miteinander verbundenen Zellen. — *Besseyosphaera*, *Campbelllosphaera*. — Farblose heterotrophe Form: *Scyamina*.

2. Ordnung. *Protococcales*.

Vegetative Zustände nicht frei beweglich. Einzellig und einzeln lebend oder zu unregelmäßig oder bestimmt geformten Cönobien verbunden. Bei Familie 1 bis einschließlich 7 finden sich Zoosporen (*Zoosporineae* als Unterordnung), bei Familie 8 und 9 fehlen dieselben (*Autosporineae*).

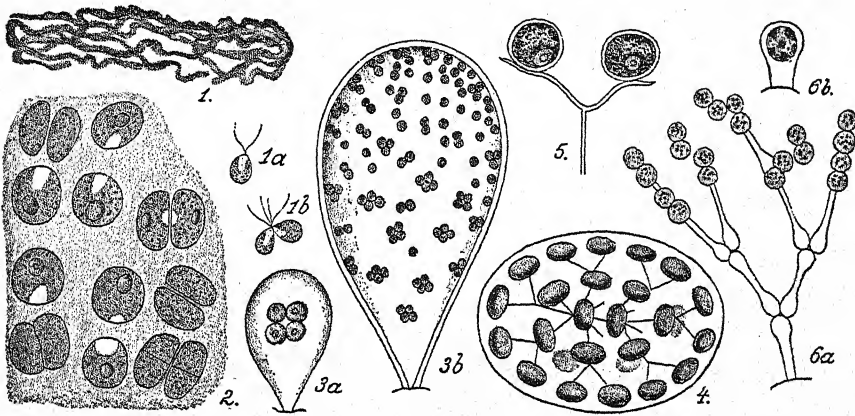


Abb. 84. *Tetrasporaceae* (1—5) und *Botryococcaceae* (6). — Fig. 1 u. 2. *Tetraspora lubrica*. Fig. 1 Cönobien in nat. Gr.; 1 a Zoospore; 1 b Gameten, kopulierend; Fig. 2 Stück des Cönobiums; 700fach vergr. — Fig. 3. *Apiocystis Brauniana*, 3 a junges, 3 b altes Cönobium; 100fach vergr. — Fig. 4. *Dictyosphaerium Ehrenbergianum*, Cönobium; 400fach vergr. — Fig. 5. Zwei Zellen desselben; stärker vergr. — Fig. 6. *Mischococcus confervicola*, 6 a Cönobium, 6 b Einzelindividuum. — Fig. 1 Original, 1 a, 1 b u. 2 nach Reinke, 3 b u. 4 nach Cooke, 3 a, 5 u. 6 nach Wille.

1. Familie. *Tetrasporaceae*. (Abb. 84, Fig. 1—5.) Einzellig oder durch wiederholte Teilungen Cönobien bildend, in Gallerthüllen eingeschlossen oder an Gallertstielen sitzend. Häufig mit Pseudocilien, d. s. Plasmafäden, welche durch die Gallerte gestreckt werden, aber keine Bewegungsorgane darstellen. Vegetative Vermehrung durch Schwärmsporen; sexuelle Fortpflanzung durch Gametenkopulation.

Vorherrschend im süßen Wasser, an nassen Felsen u. dgl.: *Apiocystis Brauniana* sehr häufig auf anderen Algen sitzend (Abb. 84, Fig. 3); *Tetraspora lubrica*, Zellen frei, in größeren, formlosen, im älteren Zustande freischwimmenden Gallertmassen eingebettet (Abb. 84, Fig. 1 u. 2); *Dictyosphaerium Ehrenbergianum* (Abb. 84, Fig. 4 u. 5), Zellen an dünnen Fäden und in größerer Menge von rundlichen freischwimmenden Gallertmassen

umhüllt. — Die Beziehungen zu den *Volvocales*, speziell den einfacheren Formen derselben sind recht klar.

2. Familie. *Botryococcaceae*. (Abb. 84, Fig. 6.) Von voriger Familie hauptsächlich durch die plattenförmigen, gelbgrünen Chromatophoren verschieden. — Vgl. die *Heterocontae* S. 148.

Mischococcus confervicola (Abb. 84, Fig. 6) auf Algen festsitzend, *Botryococcus* verbreiteter Planktonorganismus.



Abb. 85. *Pleurococcaceae*.
— *Pleurococcus viridis*;
540fach vergr. — Nach
Wille.

3. Familie. *Pleurococcaceae*. (Abb. 85.) Einzellig oder durch wiederholte Teilung ballenförmige oder fadenförmige Cönobien bildend, welche nicht von Gallerthüllen umgeben sind. Vegetative Fortpflanzung durch Teilung und Aplanosporen.

An feuchten Felsen, Mauern, Baumrinden u. dgl.: *Pleurococcus viridis* verbreitet. — Die systematische Stellung der Familie, speziell von *Pl.* ist noch ungeklärt. Die Arten der genannten Gattung werden vielfach als reduzierte *Ulotrichales* aufgefaßt.

Als heterotrophe Nebenform wird *Myurococcus* hierher gestellt.

4. Familie. *Protococcaceae*. (Abb. 86, Fig. 1—7.) Einzellig, freischwimmend oder festsitzend. Vegetative Teilungen fehlen. Vermehrung durch Zoosporen oder Aplanosporen. Gametenkopulation.

Vorherrschend im süßen Wasser, an feuchten Standorten außerhalb des Wassers, manche Epiphyten, auch Parasiten und Flechtensymbionten. — *Chlorococcum humicolum* sehr verbreitete Luftalge und Flechtengonidie. — *Chlorochytrium Lemnae* in den Interzellularräumen von *Lemna trisulca*. — *Endosphaera biennis* in Blättern von *Potamogeton* und *Spartanium*. — *Phyllobium* in Blättern verschiedener Pflanzen. — *Chlorocystis* in Meeresalgen oder Meerestieren. — *Characium*. — *Rhodochytrium*, farblos und parasitisch in Blättern von Kompositen, schließt sich hier als Repräsentant der kleinen Familie der (5.) *Rhodochytriaceae* an.

Zu den *Protococcaceae* werden auch die Arten der Gattung *Halosphaera* (*H. viridis*, Abb. 86, Fig. 3, 4, 7, im Meere bis in sehr bedeutende Tiefen), dann die Gattungen *Botrydiopsis* u. *Chlorothecium* gestellt, die nach anderen zu den *Heterocontae* gehören⁵⁾. Dasselbe gilt von der sich hier anschließenden, eine eigene kleine Familie, (6.) *Ophioctyiaceae*, bildenden Gattung *Ophioctyium* (inkl. *Sciadium*).

7. Familie. *Hydrodictyaceae*. (Abb. 87.) Cönobien bestimmte Formen bildend; dieselben entstehen nicht durch aufeinander folgende vegetative Teilungen, sondern durch das Zusammentreten gleichwertiger, in einer Mutterzelle entstandener Zellen. Vegetative Vermehrung durch Zoosporen mit 2 Cilien, welche sich innerhalb der Mutterzelle zu einem neuen Cönobium vereinigen. Sexuelle Fortpflanzung durch Kopulation freiwerdender, zweiwimperiger Gameten. Bei der Keimung der Zygosporen entstehen bei mehreren Gattungen eckige, relativ große Zellen (Polyeder), aus denen erst wieder ein Cönobium hervorgeht.

Vorherrschend Süßwasserbewohner, nur einzelne Arten im brackischen Wasser: *Pediastrum* (Abb. 87, Fig. 1—10) mit scheibenförmigen Cönobien (z. B. *P. Boryanum*, *P. simplex*, *P. integrum* u. a.). — *Hydrodictyon* (Abb. 87, Fig. 11 u. 12) mit netzförmigen Cöno-

⁵⁾ Vgl. Pascher A., Üb. *Halosph.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIII, 1915.

bien (*H. reticulatum*, in stehendem Wasser oft in großer Menge auftretend). Die Zellen im Anfange einkernig, später vielkernig werdend⁶⁾.

8. Familie. **Oocystaceae**. Zellen unbeweglich, einzeln oder durch Gallerte zu Cönobien verbunden, die nicht bestimmte Gestalt haben. Vermehrung durch Aplanosporen, welche durch Sprengung oder Auflösung

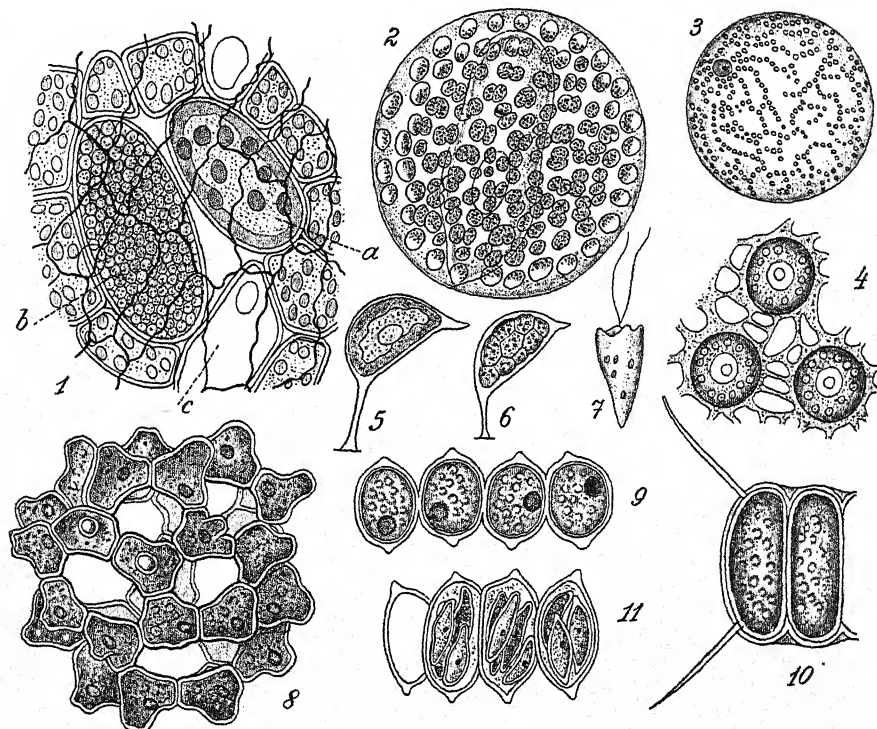


Abb. 86. *Protococcaceae* (Fig. 1—7) u. *Coelastraceae* (Fig. 8—11). — Fig. 1 u. 2. *Chlorochytrium Lemnae*; Fig. 1 drei Individuen im Gewebe von *Lemna* vor (a), während (b) und nach (c) der Gametenbildung; Fig. 2 aus dem Gewebe herausgetretene Zelle mit Gametenbildung. — Fig. 3, 4 u. 7. *Halosphaera viridis*; Fig. 3 junges Individuum, Fig. 4 Stück des Wandbelages während der Zoosporenbildung; Fig. 7 Zoospore. — Fig. 5 u. 6. *Characium Sieboldii*; Fig. 5 Einzelindividuum; Fig. 6 dasselbe mit Zoosporenbildung. — Fig. 8. *Coelastrum proboscideum*. — Fig. 9. *Scenedesmus acutus* mit kugeligen Zellen. — Fig. 10. Zwei Zellen von *Sc. caudatus*. — Fig. 11. Teilung v. *Sc. acutus*. — Alle Fig. stark vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Klebs, 3, 4 u. 7 nach Gran und Schmitz, 5 u. 6 nach A. Braun, 8, 10 u. 11 nach Senn, 9 nach Beyerinck.

der Mutterzellmembran frei werden. Zoosporen und sexuelle Fortpflanzung fehlen.

⁶⁾ Über den in mehrfacher Hinsicht eigentümlichen Zellbau vgl. Klebs G., Über die Vermehrung v. *Hydr.* Flora, 1890; Nachtr. Biol. Zentralbl., 1890. — Timberlake H. G., Starch-Format. in *Hydrod.* Ann. of Bot., XV., 1901. — Harper R. A., The organisat. of cert. coenobic plants. Bull. univ. Wisconsin, Nr. 207, 1908.

Vorherrschend Planktonten des süßen und brackischen Wassers. — *Eremosphaera viridis* sehr verbreitet. — *Chlorella vulgaris* sehr verbreitet, auch in Symbiose mit Tieren (*Hydra*, *Paramaecium*). — *Tetradron*, *Oocystis*. — Als farblose Nebenformen schließen sich hier an *Prototheca* in Saftflüssen von Bäumen und *Chionaster* auf Schnee.

9. Familie. **Coelastraceae**. (Abb. 86, Fig. 8—11.) Zellen unbeweglich in bestimmt gestalteten Cönobien. Vermehrung durch cilienlose Tochter-

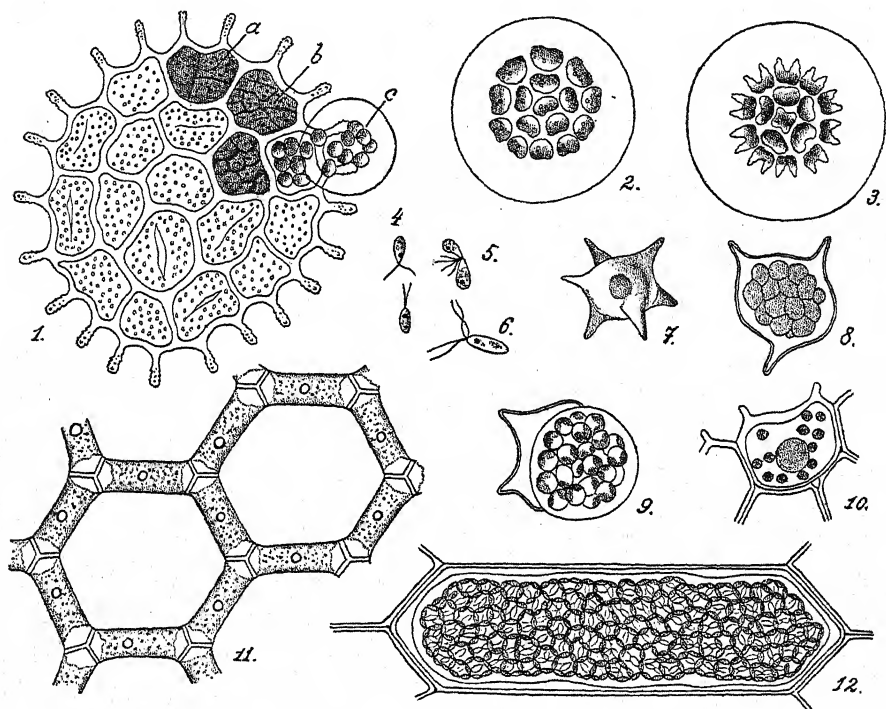


Abb. 87. *Hydrodictyaceae*. — Fig. 1—10. *Pediastrum granulatum*. Fig. 1 Cönobium, bei *a* u. *b* Zellen in Teilung, bei *c* Austritt eines jungen Cönobiums; Fig. 2 u. 3 junge Cönobien; Fig. 4—6 Gameten und Gametenkopulation; Fig. 7 Polyeder; Fig. 8 Teilung des Inhaltes desselben (Cönobienbildung); Fig. 9 Ausschlüpfen des jungen Cönobiums; Fig. 10 Randzelle eines Cönobiums im erwachsenen Zustande mit Hämatoxylin behandelt, die zahlreichen Kerne zeigend. — Fig. 11. Stück eines Cönobiums von *Hydrodictyon reticulatum*. — Fig. 12. Eine Zelle desselben mit jungem Cönobium im Innern. — Vergr. 300—800. — Fig. 1—3 nach A. Braun, 4—10 nach Askenasy, 11 Original, 12 nach Kerner.

cönobien, die durch Zersprengen oder Verschleimung der Mutterzellmembran frei werden. Zoosporen und sexuelle Fortpflanzung fehlen.

Verbreitet im süßen und brackischen Wasser; viele Planktonten. — *Scenedesmus* (Abb. 86, Fig. 9—11). Zellen in Längsreihen angeordnet. — *Dictyosphaerium*. Zellen rundlich, in Gallertballen peripher angeordnet. — *Ankistrodesmus* (= *Raphidium*). Zellen spindelförmig, zu Bündeln vereint. — *Coelastrum*. Zellen rundlich oder eckig, Hohlkugeln bildend (Abb. 86, Fig. 8).

3. Ordnung. *Ulotrichales*⁷⁾.

Vegetative Zustände nicht frei beweglich. Zellen mit einem Zellkerne (seltener mehreren), zu einfachen oder verzweigten Fäden oder Flächen verbunden.

1. Familie. *Ulvaceae*. (Abb. 88.) Thallus vielzellig, aus 1—2 Zellschichten, welche Flächen oder Röhren bilden, zusammengesetzt, nur an

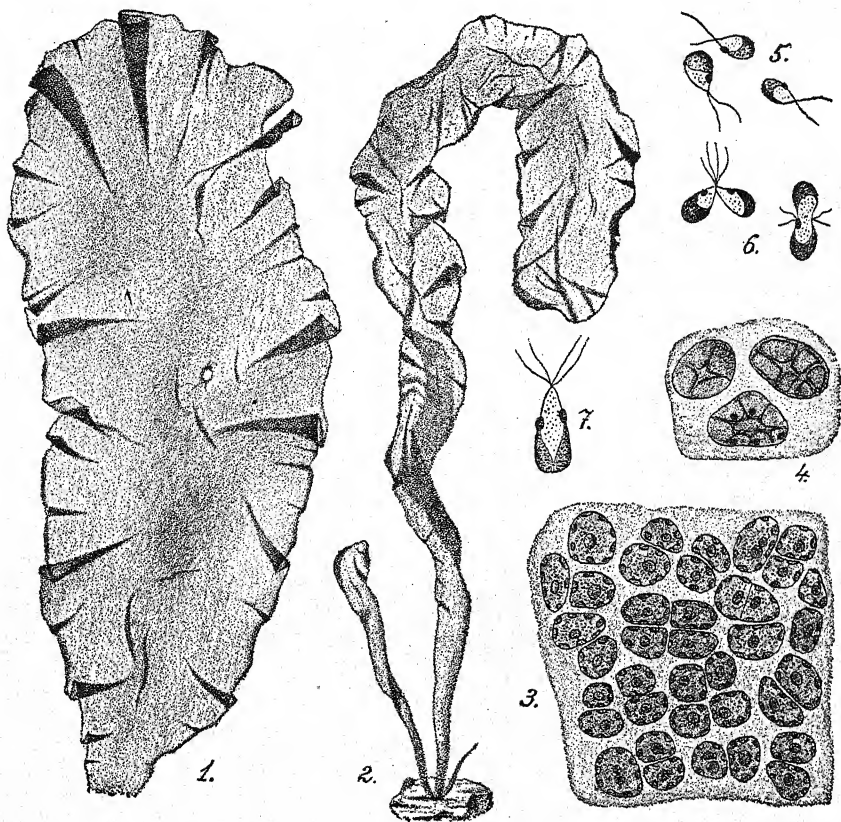


Abb. 88. *Ulvaceae*. — Fig. 1. *Ulva latissima*; nat. Gr. — Fig. 2. *Enteromorpha intestinalis*; nat. Gr. — Fig. 3—7. *Monostroma bullosum*. Fig. 3 Stück des Thallus, 680fach vergr.; Fig. 4 ein solches mit Zoosporenbildung; Fig. 5 Zoosporen; Fig. 6 Gameten, kopulierend; Fig. 7 Zygospore während des beweglichen Stadiums; Fig. 4—7 960fach vergr. — Fig. 1 u. 2 Original, 3—7 nach Reinke.

einem Ende befestigt oder (später) freischwimmend. Vegetative Vermehrung durch Schwärmersporen mit 4 Cilien und durch Akineten. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Gametenkopulation. Zygote meist sofort keimfähig.

Im süßen und im Meerwasser, auch an feuchten Mauern u. dgl.; A. Thallus unregelmäßig, membranartig, später stets freischwimmend: *Monostroma* wenigstens im oberen

⁷⁾ = *Chaetophorales* Wille.

Teile mit einer Zellschicht, z. B. *M. bullosum* (Abb. 88, Fig. 3—7) im süßen Wasser, *M. Grevillei* in Salzwasser; *Ulva* mit zwei Zellschichten; im Meerwasser sehr verbreitet sind: *U. latissima*, *U. rigida* (= *U. Lactuca* z. T.) u. a. (Abb. 88, Fig. 1). — *B.* Thallus bandförmig mit regelmäßigen Lappen: *Letterstedtia* im Meerwasser in Afrika und Australien. — *C.* Thallus in der Jugend und auch später am Grunde röhren-, am Ende bandartig, meist festsitzend: *Enteromorpha intestinalis* u. a. marin und im Süßwasser (Abb. 88, Fig. 2).

2. Familie. *Ulothrichaceae*. (Abb. 89.) Thallus vielzellig, aus einer

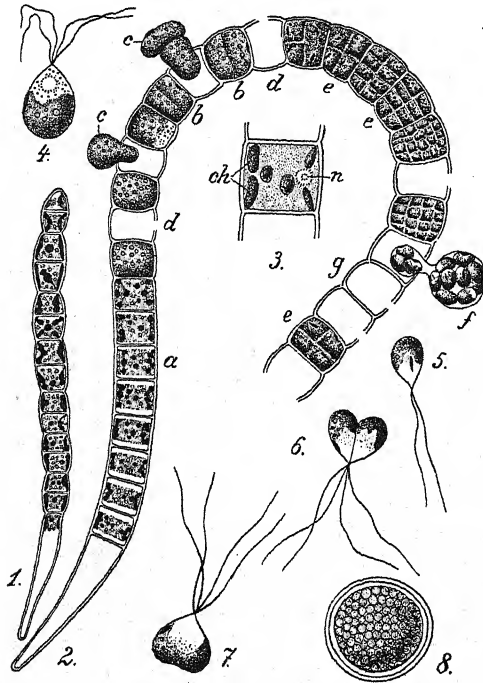


Abb. 89. *Ulothrix zonata*. — Fig. 1. Junger Faden. — Fig. 2. Älterer Faden mit Schwärmsporen- und Gametenbildung; *a* vegetative Zellen, *b* beginnende Zoosporenbildung, *c* Austritt der Zoosporen, *d* u. *g* entleerte Zellen, *e* Gametenbildung, *f* Austritt der Gameten; 250fach vergr. — Fig. 3. Vegetative Zelle. *n* Nucleus, *ch* Chromatophorenteile. — Fig. 4. Schwärmspore. — Fig. 5. Gamete. — Fig. 6 u. 7. Kopulation derselben. — Fig. 8. Zygote. — Fig. 3—8 500fach vergr. — Nach Dodel-Port.

unverzweigten Zellreihe bestehend. Vegetative Vermehrung durch Schwärmsporen mit 2 oder 4 Cilien, dann durch Akineten und Aplanosporen; Schwärmsporen oft von verschiedener Größe (Makro- und Mikrozoosporen). Geschlechtliche Fortpflanzung durch Gametenkopulation; Gameten stets mit 2 Cilien. Der vorigen Familie sehr nahe stehend.

Vorherrschend im süßen Wasser; hierher zählen einige der häufigsten und verbreitetsten Süßwasseralgen, so *Ulothrix* (z. B. *U. zonata* [Abb. 89] auch im Salzwasser), *Hormidium*, besonders an feuchten Stellen außerhalb des Wassers, *Stichococcus*, *Microspora*.

Die ungemein verbreitete Gattung *Tribonema* (= *Conferva*, z. B. *T. bombycinum*) wird zu den *Heterocontae* gestellt.

3. Familie. *Blastosporaceae*. Thallus vielzellig, faden-, band- oder flächenförmig. Fortpflanzung nur durch Akineten und Aplanosporen.

Den beiden vorigen Familien sehr nahestehend, durch den Mangel der Zoosporen verschieden, was vielleicht mit der Lebensweise im Zusammenhang steht. Vorherrschend

an feuchten Standorten (Baumrinden, feuchte Felsen u. dgl.), seltener direkt im Wasser. — *Prasiola crispa* (= *Hormidium parietinum*) sehr verbreitet.

4. Familie. *Chaetophoraceae*. (Abb. 90, Fig. 1—3.) Der vielzellige Thallus besteht aus verzweigten Zellfäden oder Zellscheiben, welche häufig verschiedenartige Haarbildungen tragen. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Schwärmsporen mit 2—4 Cilien, sowie durch Akineten und Aplanosporen. Kopulierende Gameten.

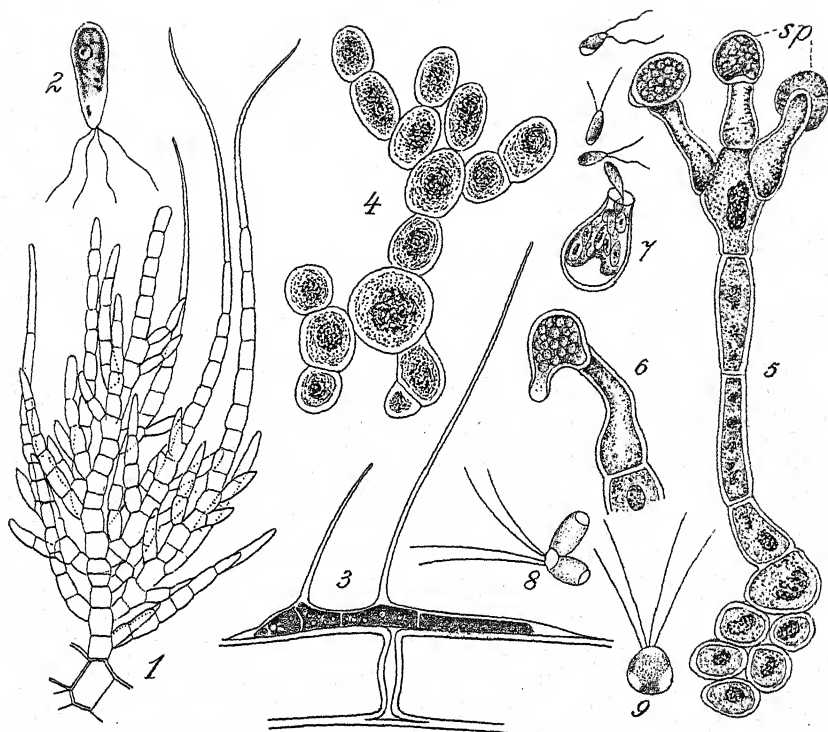


Abb. 90. *Chaetophoraceae* (Fig. 1-3) und *Chroolepidaceae* (Fig. 4-9). — Fig. 1. Ast von *Draparnaldia glomerata*. — Fig. 2. Zoospore von *D. plumosa*. — Fig. 3. *Endoderma Jadinium* in der Membran einer Alge. — Fig. 4-7. *Trentepohlia odorata* f. *umbrina*; Fig. 4 vegetatives Stadium; Fig. 5 mit Sporangien sp; Fig. 6 Sporangium; Fig. 7 Gametangium. — Fig. 8 u. 9. *Tr. odorata* f. *elongata*; Fig. 8 Gametenkopulation; Fig. 9 junge Zygote. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Berthold, 3 nach Huber, 4-9 nach Gobi und Wille.

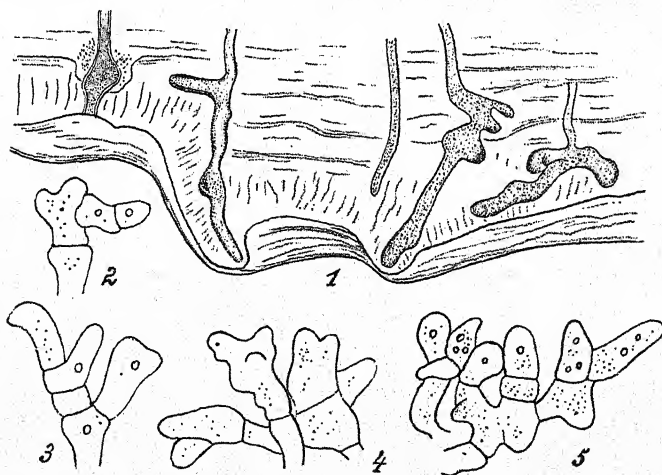


Abb. 91. Kalk und Molluskenschalen bewohnende Algen. — Fig. 1. *Tellamia perforans* in einer *Anodonta*-Schale. — Fig. 2-5. *Gongrosira viridis*, freipräpariert. — Vergr. — Nach Chodat.

Im Süß- oder Salzwasser. — *Stigeoclonium* (z. B. *S. tenue*), *Draparnaldia* (Abb. 90, Fig. 1 u. 2, z. B. *D. plumosa*), häufig in süßem Wasser; *Chaetophora* in Süß- und Meerwasser, schleimige kugelige Massen bildend. — Nicht wenige Gattungen epi- und endophytisch, so *Chaetonema* besonders auf Süßwasseralgen, *Acrochaete* auf Braunalgen (*A. parasitica* direkt parasitär), *Pringsheimia* auf Florideen, *Phaeophila* auf marinen Cladophoren und Florideen, *Endoderma* (Abb. 90, Fig. 3), in Algenmembranen, *Endoclonium polymorphum* in *Lemna* etc. — Auch die im Innern der Schalen meeresbewohnender Mollusken lebende *Gomontia polyrrhiza* scheint hierher zu gehören; ähnlich sind (Abb. 91) *Tellamia* (= *Foreliella*) in *Anodonta*-Schalen, *Ulvella involvens* auf Schildkröten-Schalen, *Gongrosira* (Abb. 91, Fig. 2—5) u. a., deren systematische Stellung durchwegs unsicher ist.

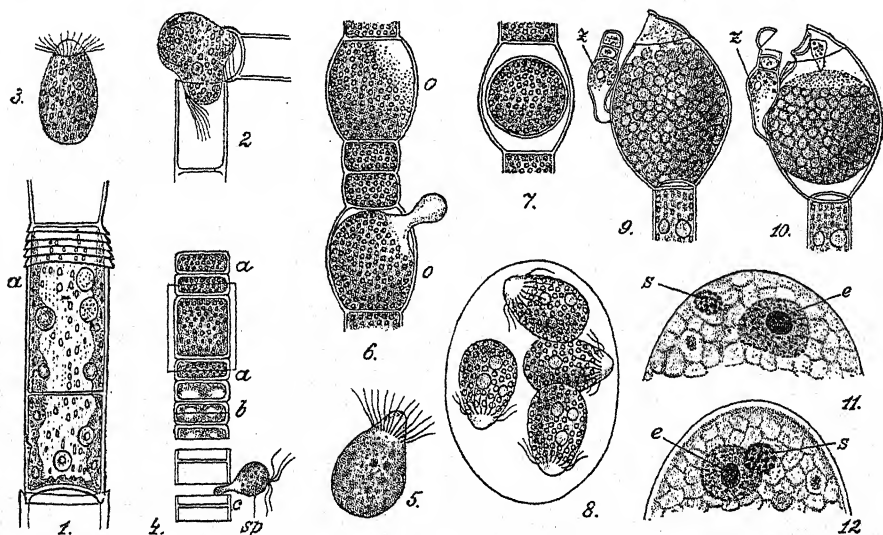


Abb. 92. *Oedogoniaceae*. — Fig. 1—3. *Oedogonium* sp. Fig. 1 zwei vegetative Zellen mit der für *Oedogonium* charakteristischen Art der Wandbildung, *a* Kappenzelle; Fig. 2 Zoospore im Momente des Ausschlüpfens; Fig. 3 Zoospore. — Fig. 4—8. *Oe. diplandrum*. Fig. 4 Anthridienbildung, *a* junges Anthridium, *b* dasselbe vor, *c* während des Austretens des Spermatozoids *sp*; Fig. 5 Spermatozoid; Fig. 6 Oogonienbildung; Fig. 7 Oogonium mit reifer Oospore; Fig. 8 keimende Oospore. — Fig. 9 u. 10. Befruchtungsvorgang von *Oe. ciliatum*. *z* Zwergmännchen (kleine sich an die Oogonien ansetzende männliche Individuen) mit Anthridien. — Fig. 11 u. 12. Befruchtungsvorgang bei *Oe. Boscii*. *s* Sperma, *e* Eikern. — Fig. 2, 3, 9 u. 10 350fach, Fig. 1, 4—8 za. 450fach, Fig. 11 u. 12 820fach vergr. — Fig. 1—3, 9 u. 10 nach Pringsheim, 4—8 nach Juranyi, 11 u. 12 nach Klebahn.

5. Familie. *Chroolepidaceae*. (Abb. 90, Fig. 4—9.) Thallus vielzellig, faden- oder scheibenförmig, durch Hämatochrom \pm rot oder gelb gefärbt. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporen; die Zoosporangien werden als Ganzes abgeworfen. Gameten entstehen in kugelförmigen Gametangien.

Landbewohnende Algen, insbesondere in den Tropen verbreitet. In außertropischen Gebieten: *Trentepohlia* *) *Iolithus*, der „Veilchenstein“, auf Urgebirgssteinen, einen veilchenähnlichen Duft verbreitend, *T. aurea* gleichfalls auf Gestein, *T. odorata* (Abb. 90, Fig. 4—9) u. a. Arten auf Baumrinden; *Phycopeltis epiphyton* auf lebenden Blättern von *Rubus*, *Hedera*, *Abies* etc. *Trentepohlia*- und *Phycopeltis*-Arten sind ungemein häufig auf perennierenden Blättern tropischer Pflanzen. — *Cephaleuros* parasitisch.

*) Vergl. Fischer R., Die *Tr.*-Arten etc. Österr. bot. Zeitschr., LXXI, 1922. — Thomas N., Not. on *Cephaleuros*. Ann. af Bot., XXVII, 1913.

6. Familie. *Cylindrocapsaceae*. Thallus vielzellig, fadenförmig, unverzweigt, *Ulothrix*-ähnlich. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporen und Akineten. Sexuelle Fortpflanzung durch Oogonien mit einzelnen Eizellen und Spermatozoiden, welche zu zweien in einem Antheridium entstehen und 2 Cilien tragen.

Den *Ulotrichaceae* nahestehend, im Befruchtungsvorgang an die *Ödogoniaceen* erinnernd. — *Cylindrocapsa*, Süßwasseralgen.

7. Familie. *Oedogoniaceae*. (Abb. 92 u. 93.)^{s)} Der vielzellige Thallus besteht aus unverzweigten oder verzweigten, wenigstens in der Jugend fest-sitzenden Fäden. Vegetative Vermehrung durch Schwärmsporen mit Cilienkranz. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Oogonien mit einer Eizelle und Antheridien mit 1—2 Spermatozoiden, welche wie die Zoosporen zahlreiche, kranzförmig angeordnete Cilien tragen. Oospore ohne Rindengewebe, bei der Keimung Schwärmsporen bildend.

Süßwasserbewohner. — *Oedogonium*. Fäden unverzweigt. Zahlreiche, darunter sehr verbreitete Arten, z. B. *O. rivulare*, *O. capillare*, *O. tenellum* u. a. (Abb. 92 und 93). — *Bulbochaete*. Fäden verzweigt. Verbreitete Arten: *B. setigera*, *B. Brebissonii* u. a. — Sehr auffallend ist die Zusammensetzung der Fäden aus verschiedenen Zellen, sogenannten „Kappen“ (Abb. 92, Fig. 1 a) und „Scheidenzellen“, welche auf einen eigentümlichen Zellteilungsvorgang zurückzuführen sind. Die Teilung einer Kappenzelle ist in Abb. 93 schematisch dargestellt. Bei jeder Teilung entsteht vor dem Auftreten der Querwand eine neue Membran (Fig. 1, a), durch Längsstreckung der so entstandenen Zelle wird ein Aufreißen der alten Membran bewirkt, deren Reste als Kappe (Abb. 93, K_1-K_3), respektive Scheide (S_1-S_3) erhalten bleibt. Dem Aufreißen der Membran geht eine lokale ringförmige Verschleimung derselben voraus (Abb. 93, R). — Durch den eigentümlichen Membranbau und die Bewimperung der Zoosporen und Spermatozoiden unter den *Ulotrichales* ziemlich isoliert stehend.

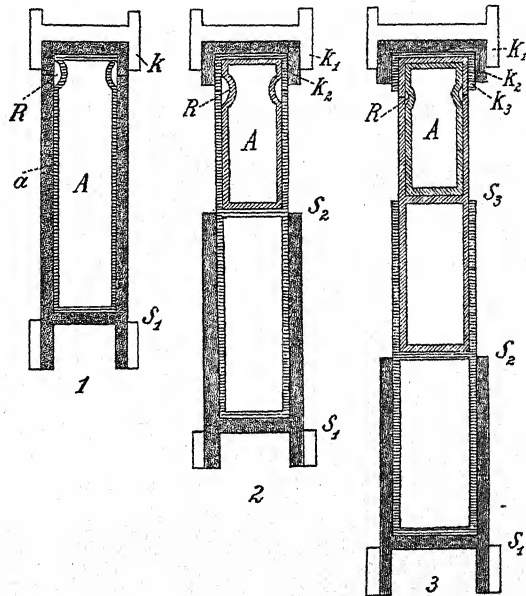


Abb. 93. Schematische Darstellung der Teilung einer Kappenzelle von *Oedogonium*. — A Teilungsfähige Zelle, K_1-K_3 Kappen, S_1-S_3 Scheiden, R Gallertring. Die entwicklungsgeschichtlich zusammengehörenden Membranteile sind durch gleichartige Schraffierung kenntlich gemacht. Die in Fig. 2 u. 3 horizontal schraffierten Membranstücke entsprechen z. B. der mit a bezeichneten Membran in Fig. 1. — Nach Kraskovits.

^{s)} Vgl. Hirn K. E., Monogr. d. Oedog., 1900. — Kraskovits G., Beitr. z. Kenntn. Zellteil. bei *Oedog.* Sitzb. Akad. Wien, CXIV, 1905.

8. Familie. *Chaetopeltidaceae*. Der Thallus besteht aus epiphytischen, flachen Zellscheiben, mehr oder weniger lose verbundenen Zellen mit soliden Membranborsten mit oder ohne Scheiden. Kein Hämatochrom. Zoosporen und Gametenkopulation.

Chaetosphæridium, *Chaetopeltis* u. a. auf Wasserpflanzen im Süßwasser.

9. Familie. *Aphanochaetaceae*. Im Bau des Thallus den Chaetophoraceen ähnlich. Zoosporen mit 4 Cilien. Oogonien und Antheridien; erstere mit je einer Eizelle, die ausschlüpft und im Wasser von dem Spermatozoid befruchtet wird.

Im Süßwasser epiphytisch auf anderen Chlorophyceen. — *Aphanochaete*.

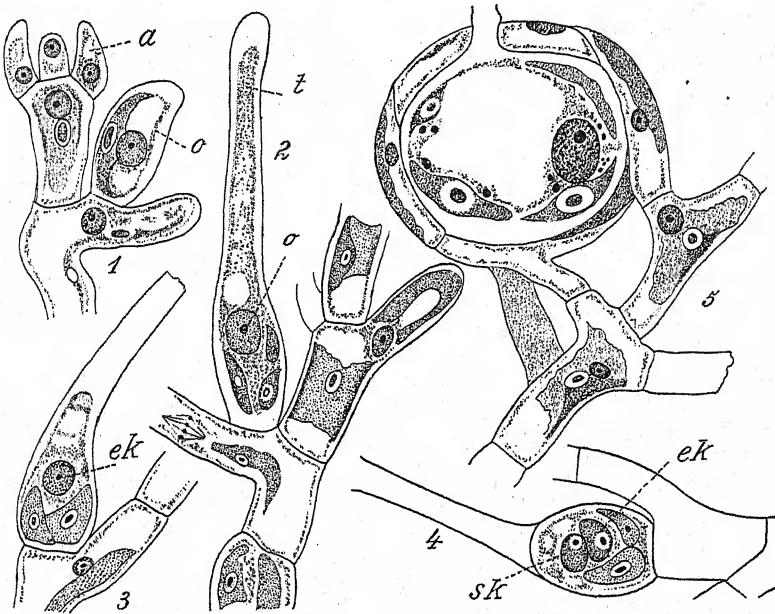


Abb. 94. *Coleochaete pulvinata*. — Fig. 1. Antheridienstand und junges Oogonium o. — Fig. 2. Reifes Oogonium vor der Öffnung, o Eikern, t trichogynartige Verlängerung. — Fig. 3. Dasselbe geöffnet, ek Eikern. — Fig. 4. Befruchtungsvorgang; ek Eikern, sk Spermakern. — Fig. 5. Oogonium mit Berindung. — Stark vergr. — Nach Oltmanns.

10. Familie. *Coleochaetaceae*. (Abb. 94 u. 95.) Thallus polster- oder scheibenförmig, festsitzend, mit reicher Haarbildung. Vegetative Vermehrung durch Schwärmsporen mit 2 Cilien. Oogonien mit einer Eizelle; Antheridien mit einem Spermatozoid, dieses mit 2 Cilien. Das Oogonium zeigt eine schlauchartige Verlängerung, deren Ende sich vor der Befruchtung öffnet, und wird während der Reife von einem Rindengewebe umgeben. Die Oospore bildet bei der Keimung eine Anzahl (8—32) in zwei Stockwerken stehender Zellen, die je eine Schwärmspore entlassen.

Süßwasserbewohner. Einzige Gattung *Coleochaete* mit mehreren Arten, z. B. *C. pulvinata*, *C. scutata* u. a. (Abb. 94 u. 95).

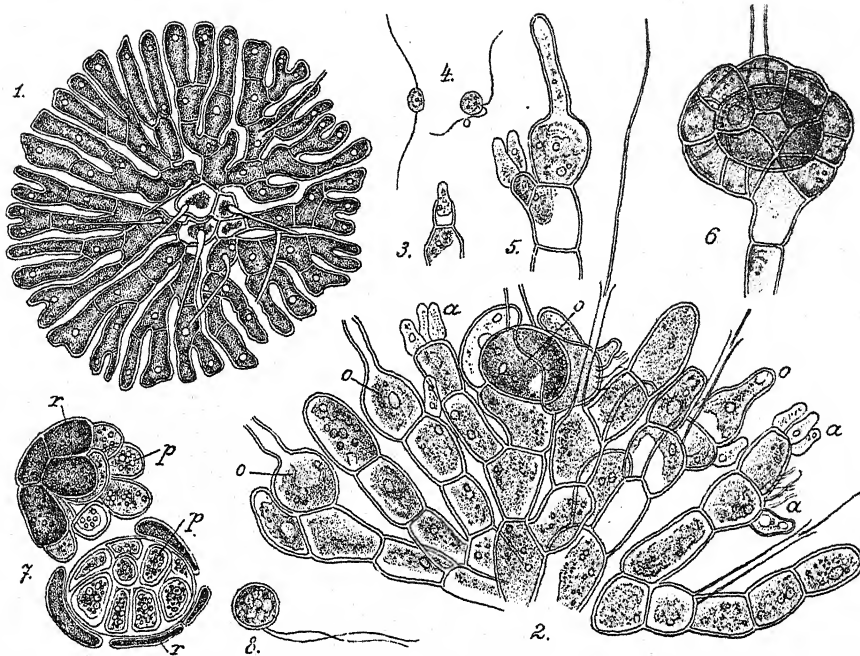


Abb. 95. *Coloeochaete*. — Fig. 1. *C. soluta*. — Fig. 2–8. *C. pulvinata*. Fig. 2 Stück eines erwachsenen Exemplares, o Oogonien, a Antheridien; Fig. 3 Antheridium mit austretendem Spermatozoid; Fig. 4 Spermatozoiden; Fig. 5 junges Oogonium; Fig. 6 reifes Oogonium mit Berindung; Fig. 7 keimende Oosporen, r Rindenzellen, p Mutterzellen der Zoosporen; Fig. 8 Zoospore. — Fig. 1, 6 und 7 250fach vergr.; Fig. 2–5 und 8 350fach vergr. — Nach N. Pringsheim.

4. Ordnung. *Siphonales*.

Vegetative Stadien nicht durch Cilien frei beweglich. Individuen einzellig und vielkernig⁹⁾ oder vielzellig, dann jede Zelle vielkernig. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporen, Aplanosporen oder Akineten; sexuelle durch Gametenkopulation oder Eibefruchtung. Spermatozoiden nie schraubig gekrümmt.

1. Unterordnung. *Eusiphonales*. Thallus meistens ohne Querwände.

1. Familie. *Protosiphonaceae*. (Abb. 96, Fig. 5–9.) „Einzellig“ mit blasenförmigem, grünem oberirdischen und wurzelähnlichem unterirdischen Teil. Vermehrung durch Teilung, Sprossung und durch mehrkernige Aplanosporen. Gametenkopulation.

Protosiphon (Abb. 96, Fig. 5–9), auf feuchter Erde. — Vielleicht hierher die endophytische Form *Phytophysa Treubii* in *Pilea* (Java), welche von Wille in eine eigene Familie (*Phyllosiphonaceae*) gestellt wird.

⁹⁾ Wenn hier und im folgenden bei Besprechung der *Siphonales* von vielkernigen Zellen gesprochen wird, so geschieht dies im deskriptiven Sinne; nach meiner Meinung sind es vielzellige Gebilde ohne Abgrenzung der Zellen durch Membranen („polyenergetische Zellen“), vgl. S. 148.

2. Familie. *Botrydiaceae*. (Abb. 96, Fig. 1—4.) „Einzellig“, keulenförmig mit wurzelähnlichem Teile. Vegetative Vermehrung durch Zoosporen und durch Aplanosporenbildung (in dem wurzelähnlichen Teile).

Botrydium granulatum auf feuchtem Boden verbreitet, z. B. in Inundationsgebieten, in Gewächshäusern (Abb. 96, Fig. 1—4). — *Geosiphon*, chlorophyllos, in Symbiose mit *Nostoc*, bodenbewohnend¹⁰).

3. Familie. *Bryopsidaceae*. Anfänglich „einzellig“, reich und regelmäßig verzweigt, mit wurzelähnlichem Teile. Die Zweige gliedern sich später besonders vor der Gametenbildung durch eine Membran ab. Von Fort-

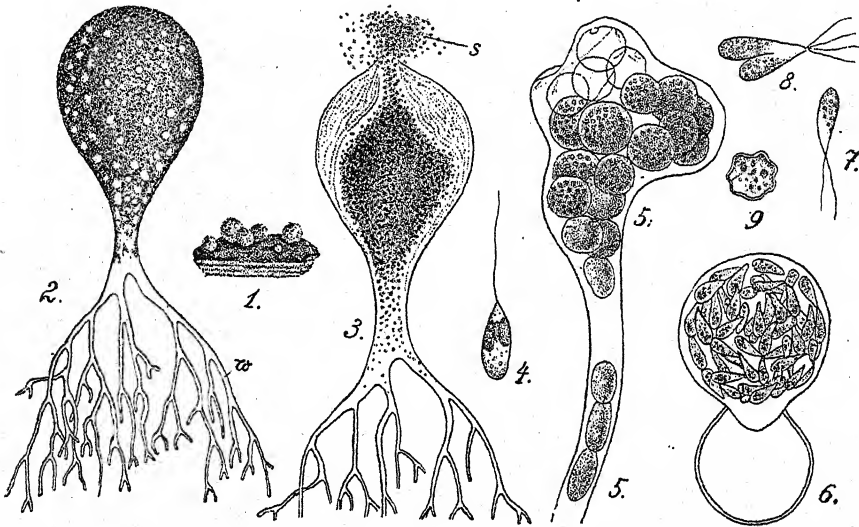


Abb. 96. *Botrydiaceae* (Fig. 1—4) u. *Protosiphonaceae* (Fig. 5—9). — Fig. 1—4. *Botrydium granulatum*. Fig. 1 mehrere Individuen in nat. Gr.; Fig. 2 einzelnes Individuum, *w* Rhizoid, 30fach vergr.; Fig. 3 dasselbe, die Zoosporen *s* entleerend; Fig. 4 Zoospore, 520fach vergr. — Fig. 5—9. *Protosiphon* sp.; Fig. 5 Aplanosporenbildung, 160fach vergr.; Fig. 6 Freiwerden der Gameten aus einer Aplanospore, unten die leere Zellhaut derselben; Fig. 7 Gamet; Fig. 8 Gametenkopulation; Fig. 9 Zygospore. — Fig. 6—9 520fach vergr. — Nach Rostafinski und Woronin.

pflanzungsorganen sind dimorphe (♀ und ♂) Gameten bekannt; auch durch sich ablösende Zweige kann Fortpflanzung eingeleitet werden.

Bryopsis im Meerwasser. — *B. plumosa* sehr verbreitet.

4. Familie. *Derbesiaceae*. Anfangs „einzellig“, einfach, unregelmäßig oder dichotom verzweigt. Schwärmsporen mit Cilienkranz. Gameten unbekannt.

Einzige Gattung: *Derbesia*, mit mehreren meerbewohnenden Arten, z. B. *D. tenuissima* auf Steinen oder auf anderen Algen festsitzend.

¹⁰) Vgl. Wettstein F. in Österr. botan. Zeitschr., LXV., 1915.

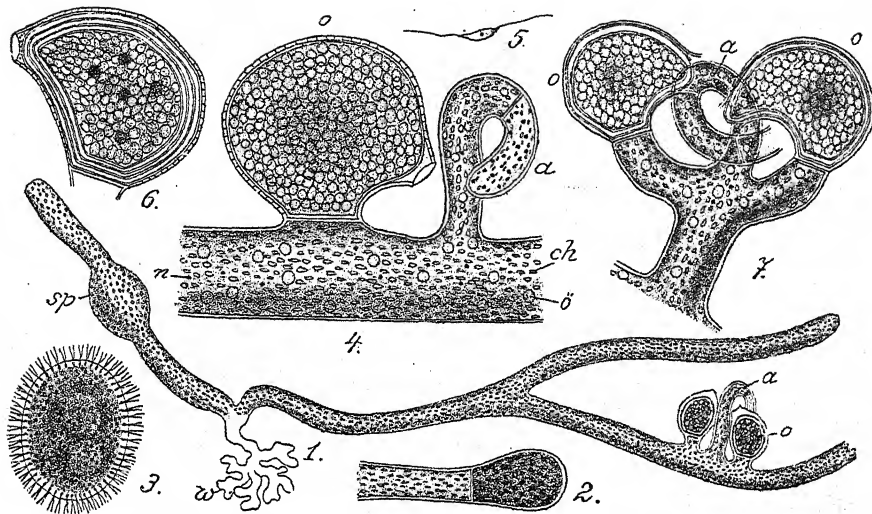


Abb. 97. *Vaucheriaceae*. — Fig. 1–3. *Vaucheria sessilis*. Fig. 1 junge Pflanze, aus der Zoospore *sp* entstanden, *a* Antheridium, *o* Oogonium, *w* Rhizoid; Fig. 2 Schwärmsporenbildendes Zellende; Fig. 3 Zoospore. — Fig. 4. Oogonium (*o*) und Antheridium (*a*) von *V. pachyderma*, *n* Nucleus, *ch* Chromatophor, *ö* Öltropfen. — Fig. 5. Spermatozoid von *V. sericea*. — Fig. 6. Oogonium mit Oospore von *V. pachyderma*. — Fig. 7. Antheridium (*a*) und Oogonien (*o*) von *V. hamata*. — Fig. 1 100fach vergr., 2–4, 6, 7 230fach vergr., 5 700fach vergr. — Fig. 1–3 Original, 4–7 nach Walz.

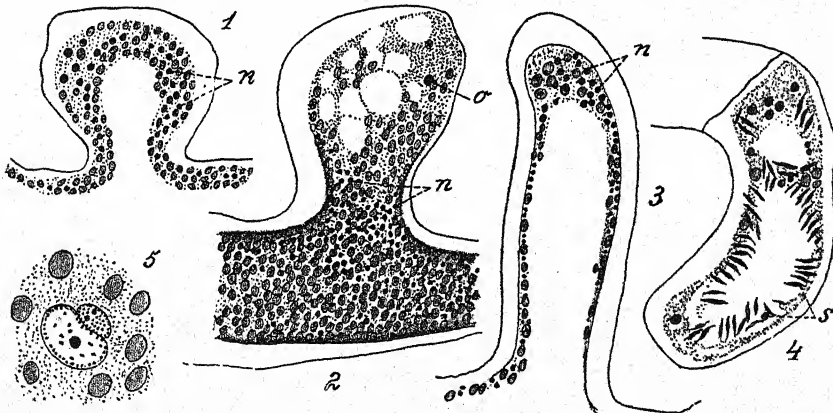


Abb. 98. *Vaucheriaceae*. — Oogonien-, Antheridienbildung und Befruchtung von *Vaucheria*. — Fig. 1. Junges Oogonium von *V. fluitans* mit zahlreichen Kernen *n*. — Fig. 2. Älteres Oogonium derselben Art, die meisten Kerne *n* sind in den Fäden zurückgewandert, der Eikern *o* im Oogonium. — Fig. 3. Antheridiumanlage von *V. clavata*, *n* Kerne. — Fig. 4. Fast reifes Antheridium derselben Art mit Spermatozoidenbildung *s*. — Fig. 5. Vereinigung von Ei- und Spermakern. — Alle Figuren stark vergr. — Nach Oltmanns.

5. Familie. *Vaucheriaceae*. (Abb. 97 u. 98.) Anfangs „einzellig“, einfach, unregelmäßig oder dichotom verzweigt, mit Rhizoiden; die an der Zoosporenbildung und Eibefruchtung beteiligten Stücke gliedern sich durch eine Querwand ab. Vegetative Vermehrung durch große, ringsum mit paarweise angeordneten Cilien bedeckte Schwärmsporen, ferner durch Akineten und Aplanosporen. Eibefruchtung; Antheridien und Oogonien an derselben oder an verschiedenen Pflanzen; sie entstehen als seitliche Ausstülpungen oder an der Spitze von Gabelästen (bei *Dichotomosiphon*).

Vaucheria (Abb. 97), über die ganze Erde in Süß- und Brackwasser, auch auf feuchter Erde, verbreitet, einzelne Arten Meeresbewohner; häufige Arten: *V. sessilis*, *V. geminata*, *V. dichotoma*. — *Dichotomosiphon*. — Die eigentümlichen Zoosporen von *Vaucheria* sprechen sehr für die Auffassung der vielkernigen Zellen als Zellkomplexe (vgl. S. 148). Die *Vaucheriaceae* bilden das durch Eibefruchtung ausgezeichnete Endglied einer Reihe der *Eusiphonales*, bei der die Bildung von Querwänden fehlt oder sehr lokalisiert ist; bei den folgenden Familien tritt diese Fächerung immer stärker hervor.

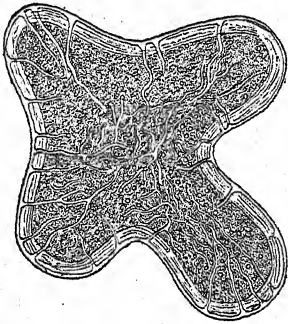


Abb. 99. *Caulerpa prolifera*.
Querschnitt durch den stengel-
artigen Teil; 40fach vergr. —
Nach der Natur.

6. Familie. *Caulerpaceae*. (Abb. 99 u. 100.) „Einzellig“ mit deutlicher Differenzierung in Rhizoide, Phylloide und stengelähnliche Teile. Zellinneres von Zellulosebalken durchsetzt (Abb. 99). Vegetative Vermehrung durch Thallusfragmente und durch Sprossungen an den stengelähnlichen Teilen, welche dann isoliert werden; andere Arten der Fortpflanzung unbekannt.

Caulerpa. Zahlreiche Arten in den tropischen und subtropischen Meeren, auch im Mittelmeer, so *C. prolifera*, die überhaupt am weitesten nach Norden reicht¹¹⁾. Einige markante Typen stellt Abb. 100 dar.

7. Familie. *Codiaceae*. (Abb. 101.) Anfangs „einzellig“, später häufig durch ringförmig auftretende Zelluloseverdickungen \pm septiert. Meist mit Rhizoiden und stengelähnlichen Teilen, reich verzweigt; die Zweige sind oft so dicht miteinander verflochten, daß sie mächtige, anscheinend parenchymatöse Zellkörper bilden. Die peripheren Partien sind häufig mit kohlensaurem Kalk inkrustiert. Gametenkopulation bei einigen Gattungen sichergestellt.

In tropischen und subtropischen Meeren. — A. Thallus gestielt, pinselförmig: *Penicillus* (Abb. 101, Fig. 1), tropisch, nur *P. mediterraneus* im Mittelmeer. — B. Thallus gestielt, fächerförmig: *Udotea* (z. B. *U. Desfontainii* [Abb. 101, Fig. 2] nicht mit Kalk inkrustiert, *U. flabellata* inkrustiert). — C. Thallus aus einzelnen Gliedern aufgebaut, inkrustiert: *Halimeda* (Abb. 101, Fig. 3) (z. B. *H. Tuna*, *H. Opuntia* u. a.). — D. Thallus krustenförmig: *Codium adhaerens*, kugelig: *C. bursa*, oder zylindrisch: *C. tomentosum*.

2. Unterordnung. *Siphonocladales*. Thallus meist mit Querwänden.

8. Familie. *Valoniaceae*. Anfangs „einzellig“, später durch Ausbildung kleiner, den Wänden aufsitzender Randzellen deutlich mehrzellig werdend,

¹¹⁾ Vgl. A. Weber van Bosse, Monographie des Caulerpes, 1898.

meist mit Rhizoiden, verzweigt. Schwärmsporen. Gametenkopulation wahrscheinlich.

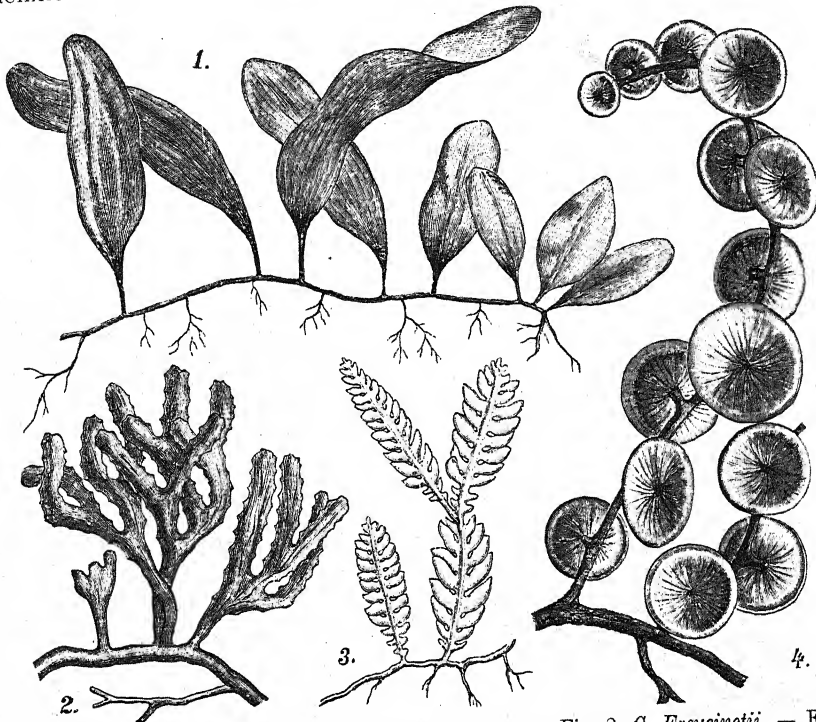


Abb. 100. *Caulerpaceae*. — Fig. 1. *Caulerpa prolifera*. — Fig. 2. *C. Freycinetii*. — Fig. 3. *C. pinnata*. — Fig. 4. *C. macrodisca*. — Nat. Gr. — Original.

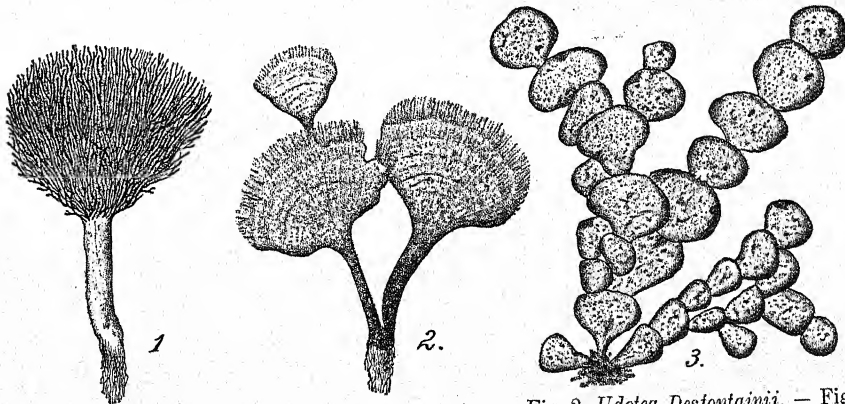


Abb. 101. *Codiaceae*. — Fig. 1. *Penicillus capitatus*. — Fig. 2. *Udotea Desfontainii*. — Fig. 3. *Halimeda Tuna*. — Nat. Gr. — Original.

In tropischen und subtropischen Meeren, epiphytisch. Artenreiche Gattung: *Valonia* mit schirm- oder büschelförmig verzweigtem Thallus. — *Halicystis*, *Blastophysa*. — In den einfachsten Formen den *Protosiphonaceae* und *Botrydiaceae* sich nähernd.

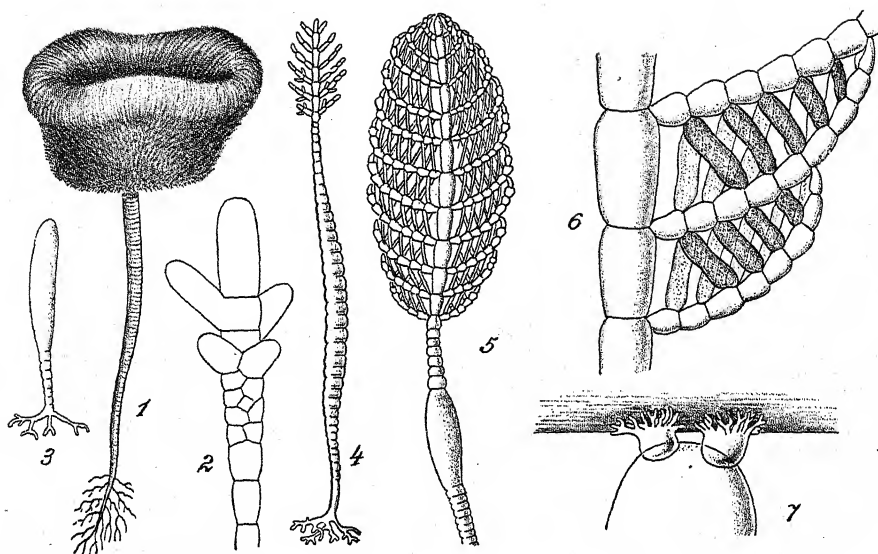


Abb. 102. *Siphonocladaceae*. — Fig. 1. *Chamaedoris annulata* β *copulata*, ganze Pflanze; nat. Gr. — Fig. 2. *Siphonocladus pusillus*, junge Pflanze vergr. — Fig. 3–7. *Struwea plumosa*; Fig. 3 junge Pflanze; Fig. 4 älteres Stadium; Fig. 5 erwachsene Pflanze; Fig. 6 Stück des obersten Teiles; Fig. 7 Haftorgane, mittels welcher die Zellen in Fig. 6 in Verbindung stehen, vergr. — Fig. 1 nach Wille, 2 nach Schmitz, 3–7 nach Murrey u. Boodle.

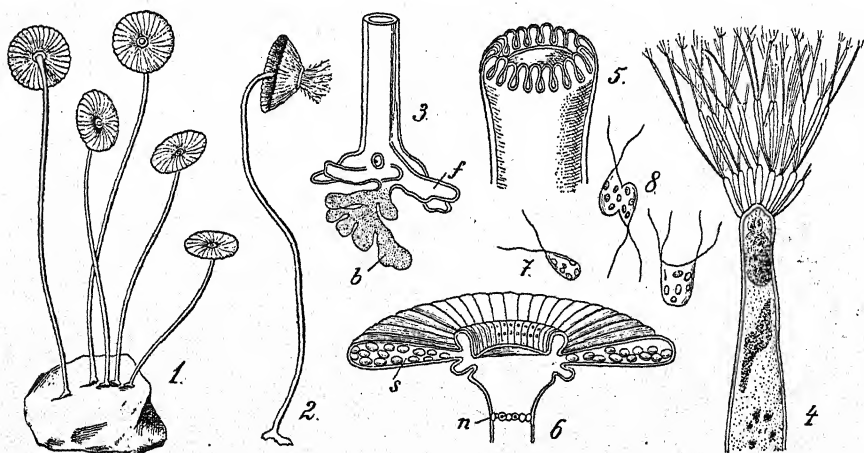


Abb. 103. *Dasycladaceae*. — *Acetabularia mediterranea*. — Fig. 1. Gruppe von Individuen in nat. Gr. — Fig. 2. Ein einzelnes Individuum mit Schirm und verzweigten sterilen Fäden; nat. Gr. — Fig. 3. Basalteil; Überwinterungszustand; *f* Fuß, *b* Basalblase (Reservestoffbehälter); 20fach vergr. — Fig. 4. Spitze mit verzweigten sterilen Fäden, vor Ausbildung des Schirmes; 37fach vergr. — Fig. 5. Spitze mit Anlage des Schirmes; stärker vergr. — Fig. 6. Schirm im Längsschnitt mit Aplanosporen *s*; *n* Narben der abgefallenen Äste; 5fach vergr. — Fig. 7 u. 8. Gameten und deren Kopulation. — Fig. 1 Original, 2, 4, 5, 7 nach Woronin, 3, 6, 8 nach De Bary und Strasburger.

9. Familie. *Siphonocladaceae*. (Abb. 102.) Anfangs „einzellig“, meist bald deutlich vielzellig werdend. Hauptfaden mit Rhizoiden befestigt, oberwärts \pm reich und regelmäßig verzweigt. Schwärmsporen.

In tropischen und subtropischen Meeren. *Chamaedoris* (Abb. 102, Fig. 1), „einzellig“ bleibend. — *Struvea* (Abb. 102, Fig. 3–7), deutlich vielzellig, letzte Verzweigungen sich miteinander verankernd, so daß eine netzartige Gesamtbildung entsteht. — *Siphonocladus* (Abb. 102, Fig. 2).

10. Familie. *Dasycladaceae*. (Abb. 103–105.) Anfangs scheinbar einzellig, später deutlich vielzellig, mit einer axilen einfachen Zelle und quirlig

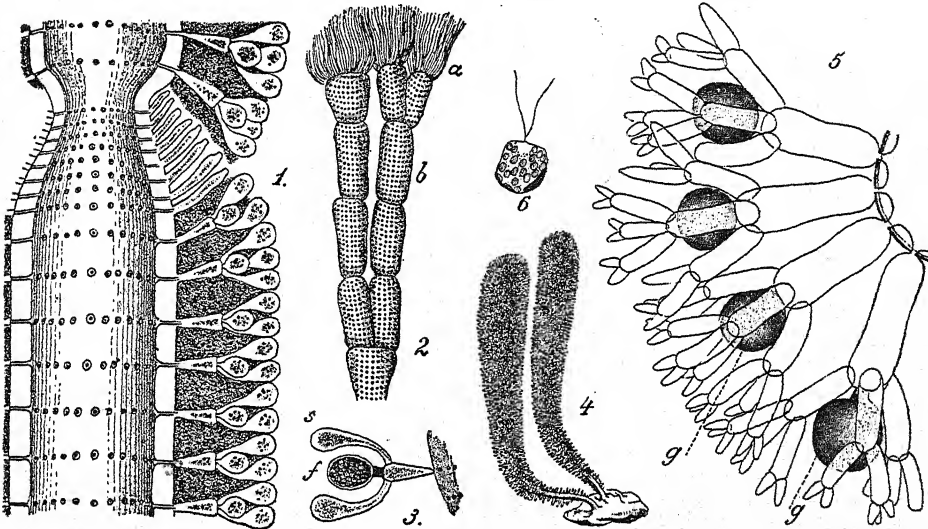


Abb. 104. *Dasycladaceae*. — Fig. 1–3. *Cymopolia barbata*. Fig. 1 Längsschnitt durch ein Stück des Thallus, vergr.; Fig. 2 Habitus eines Stückes der Pflanze, schwach vergr., *a* Glieder mit Büschelhaaren, *b* ohne solche; Fig. 3 ein Wirtelast mit einem Sporangium (*f*) und zwei seitlichen sterilen Zellen (*s*), vergr. — Fig. 4–6. *Dasycladus claviformis*. Fig. 4 Habitusbild in nat. Gr.; Fig. 5 Stück eines Zweigwirtels, vergr., *g* Gametangien; Fig. 6 Gamete, stark vergr. — Fig. 1–3 nach Solms-Laubach, Harvey und Kützing, Fig. 4–6 nach Oltmanns.

entspringenden gegliederten Ästen. Rhizoiden stets vorhanden. Membran häufig mit Kalk inkrustiert. Gametenkopulation. Die Gameten gehen aus Sporangien hervor oder aus Aplanosporen.

In tropischen und subtropischen Meeren, einzelne im Mittelmeere. Fossile *Dasyclada* ceen vom Karbon bis zum Tertiär (Abb. 105)¹²⁾.

A. Sterile und fertile Äste wesentlich verschieden: *Acetabularia* (mehrere Arten in tropischen Meeren, *A. mediterranea* [Abb. 103] im Mittelmeere) mit zu einem Schirme verwachsenen fertilen Ästen. — *B.* Sterile und fertile Äste nicht wesentlich verschieden, z. B. *Dasycladus* (*D. claviformis* im Mittelmeere, vgl. Abb. 104, Fig. 4–6) ohne Kalkinkrustation; *Cymopolia* (z. B. *C. barbata* [Abb. 104, Fig. 1–3], Mexiko, Kanarische Inseln und Spanien), *Neomeris* (Madagaskar, Westindien), *Bornetella* (Australien) u. a. mit Kalkinkrustation.

¹²⁾ Vgl. Pia J., Beitr. z. Geol. u. Paläont. Öst.-Ung., Bd. XXV, 1911 und in Abhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1920.

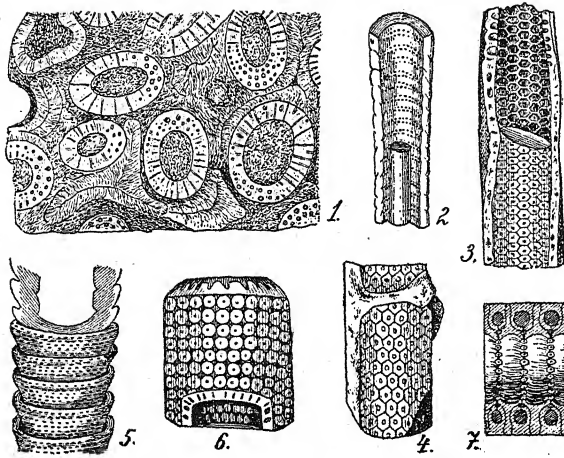


Abb. 105. Fossile Dasycladaceen. — Fig. 1. Geschliffenes Gesteinsstück mit *Diplopore* sp. — Fig. 2. *Diplopore annulata*. — Fig. 3 u. 4. *Gyroporella vesiculifera*. — Fig. 5. *Teutloporella triasina*. — Fig. 6. *Neomeris scrobiculata*. — Fig. 7. *Cymopolia elongata*. — Fig. 2 bis 4 nat. Gr., 1 u. 5 za. 3fach vergr., 6 u. 7 15fach vergr. — Fig. 1–4 nach Benecke, 7 nach Gumbel.

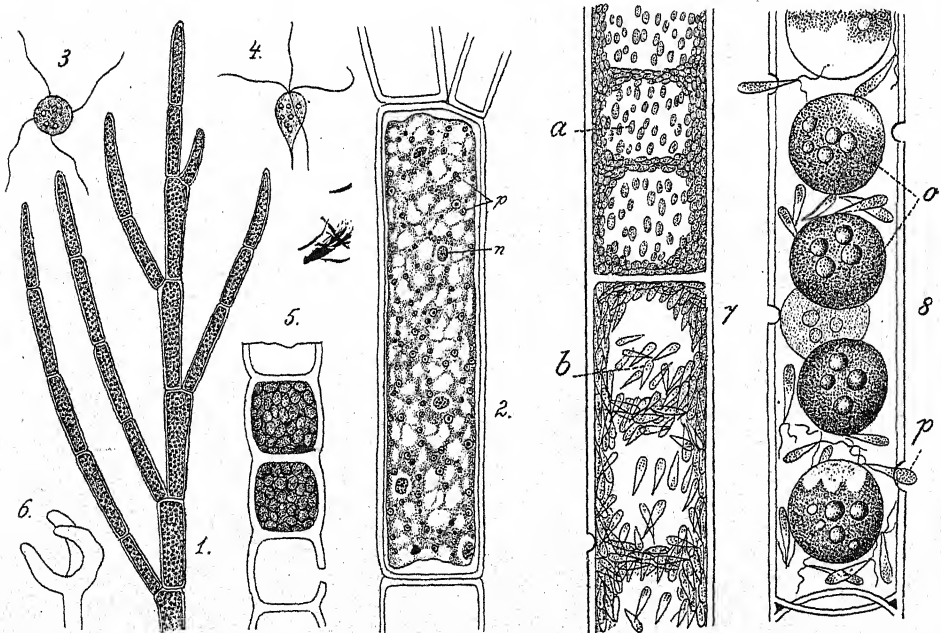


Abb. 106. *Cladophoraceae* (Fig. 1–6) u. *Sphaeroplacaceae* (Fig. 7 u. 8). — Fig. 1 u. 2 *Cladophora glomerata*. Fig. 1 Thallusstück bei 100facher Vergr.; Fig. 2 einzelne Zelle nach Extraktion des Chlorophylls und Tinktion, n Nucleus, p Pyrenoide, 560fach vergr. — Fig. 3 u. 4. Schwärmsporen von *Urospora penicilliformis*; 500fach vergr. — Fig. 5. Fadenstück derselben Alge, Schwärmsporen bildend; 200fach vergr. — Fig. 6. Helicoid von *Pithophora Cleveana*; 50fach vergr. — Fig. 7 u. 8. *Sphaeroplaca annulina*; Fig. 7 Fadenstück mit einer vegetativen (a) und einer Spermatozoiden bildenden (b) Zelle; Fig. 8 Eizellen (o) von Spermatozoiden (p) umgeben. — Fig. 1 u. 2 Original, 3–5 nach Areschoug, 6 nach Wittrock, 7 u. 8 nach Klebahn.

11. Familie. *Cladophoraceae*. (Abb. 106, Fig. 1—6.) Deutlich vielzellig, eine unverzweigte oder verzweigte Zellreihe bildend. Anfangs stets mit Rhizoiden festsitzend, später oft schwimmend. Außer den Rhizoiden kommen auch an den Ästen krallenartige Haftorgane (Helicoide) vor. Zellvermehrung vorherrschend am Fadenende. Vegetative Vermehrung durch Schwärmsporen mit 2—4 Cilien und bei mehreren Gattungen durch Akineten; sexuelle Vermehrung durch Gametenkopulation.

Im Süß- und Seewasser. A. Thallus unverzweigt oder wenig verzweigt: *Chaetomorpha*, mit vielen marinen Arten (*Ch. Linum*); *Rhizoclonium* (*Rh. hieroglyphium* sehr verbreitet). — B. Thallus reich verzweigt: *Cladophora* (Abb. 106, Fig. 1 u. 2) mit zahlreichen Arten. Sehr verbreitet sind *C. fracta* im Süßwasser, *C. lanosa* und *C. rupestris* im Meerwasser; *C. Sauteri* bildet manchmal runde Klumpen von 1—30 cm Durchmesser („Seeknöl“ der Alpengseen); *Cladophora*-Arten bildeten mitunter beim Eintrocknen von Teichen u. dgl. häutige Massen („Meteorpapier“).

12. Familie. *Sphaeroplacaceae*. (Abb. 106, Fig. 7 u. 8.) Deutlich vielzellig, unverzweigte Zellfäden, freischwimmend. Sexuelle Vermehrung durch Antheridien und Oogonien, die in der Form vegetativen Thalluszellen gleichen. Eizellen in großer Zahl in einem Oogonium; Spermatozoiden keulenförmig mit 2 Cilien. Bei der Keimung gehen aus der Oospore 1—8 Zoosporen hervor.

Sphaeroplaca annulina (mit 2 Subspezies) im süßen Wasser Europas und Nordamerikas. Oosporen zinnberrot.

5. Ordnung. *Charales*.

Bewegliche vegetative Stadien fehlen. Stets vielzellig, von sehr regelmäßigem Baue. Zellen einkernig oder später vielkernig. Ungeschlechtliche Fortpflanzung nur durch Thallusstücke; keine Schwärmsporen. Oogonien berindet. Spermatozoiden schraubig gekrümmt.

Einzige Familie: *Characeae*¹³⁾. (Abb. 107 u. 108.) Vielzellig. Thallus von weitgehender Differenzierung und Regelmäßigkeit, stets mit Rhizoiden befestigt. Junge Zellen einkernig, ältere zum Teile (Internodialzellen) vielkernig. Habituell gleicht der Thallus einem fadenförmigen, 2 cm bis 1 m langen Stengel mit nadelförmigen, quirligen Blättern (Abb. 107, Fig. 1 a) und in den Achseln der Blätter entspringenden, den Bau des Hauptstengels wiederholenden Ästen (Abb. 107, Fig. 1 z). Dieser Habitus kommt durch folgende Entwicklung zustande. Der anfänglich fadenförmige Thallus weist Zellteilungen zunächst nur in der Scheitelzelle (Abb. 108, Fig. 1 s) auf. Von den so gebildeten Zellen werden die einen zu langgestreckten „Internodialzellen“ (Fig. 1 i), die zwischen diesen liegenden zu „Knotenzellen“ (Fig. 1 k). Von diesen Knotenzellen gehen 4 bis 10 quirlig gestellte Äste

¹³⁾ Vgl. außer der allg. Literatur über *Chlorophyceae* speziell: Migula W., Die *Characeae*, in Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl., V., 1897; Synopsis *Characearum* eur., 1898. — Goetz, Üb. d. Entw. d. Eikn. bei d. *Charac.* Bot. Zeitg., 1899. — Giesenhagen K., Unters. üb. die *Charac.*, I—III. Flora, Bd. 82, 83, 85, 1896—1898. — Robinson Ch. B., The *Charac.* of N. Am. Bull. New-York Bot. Gard., vol. IV, 1905—1907. — Holtz L., *Characeae*, in Krypt.-Fl. d. Mark Brandenb., IV. Bd., 1903.

mit begrenztem Wachstume aus (Abb. 108, Fig. 1a, Abb. 107). Diese „blattartigen Äste“ stimmen im wesentlichen im Bau mit den Hauptfäden überein. Sie beginnen an der Basis mit einer Internodialzelle (Abb. 108, Fig. 1i_r), dann folgt eine Knotenzelle, der sogenannte „Basilarknoten“ (Abb. 108, Fig. 1bk). Aus dieser Knotenzelle können nun einerseits wieder „Äste“ mit

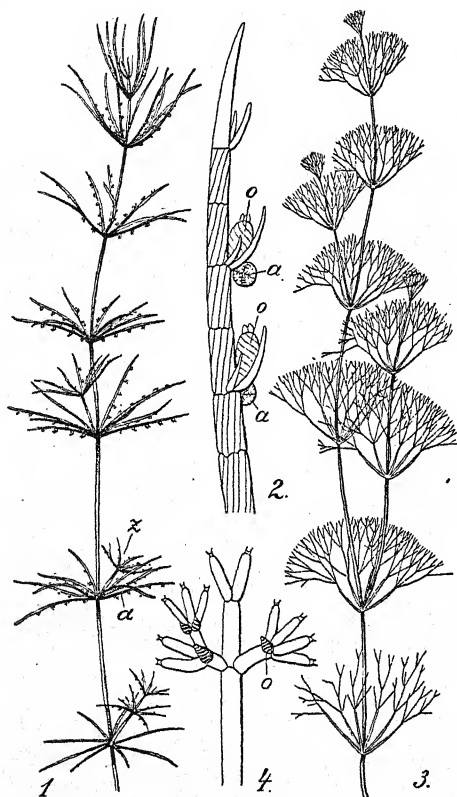


Abb. 107. Characeae. — Fig. 1. Habitusbild von *Chara fragilis*, oberer Teil der Pflanze; nat. Gr. — Fig. 2. Ein einzelner Ast derselben mit Antheridien (a) und Oogonien (o); vergr. — Fig. 3. Habitusbild von *Nitella gracilis*, oberer Teil der Pflanze; nat. Gr. — Fig. 4. Ein einzelner Ast von *N. partita* mit Oogonium o; vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Thuret, 3 nach Migula, 4 nach Nordstedt.

unbegrenztem Wachstume (Abbildung 107, Fig. 1z), welche den Bau der Hauptfäden wiederholen, anderseits (bei einzelnen Gattungen) Zellen hervorgehen, welche entlang den Internodialzellen des Hauptfadens nach oben und unten verlaufen und eine Berindung derselben (Abb. 108, Fig. 1r) bilden. Die „Rindenzellen“ stellen ihr Längenwachstum erst ein, wenn sie die vom anderen Ende der Internodialzelle ihnen entgegenwachsenden Rindenzellen treffen (Abb. 108, Fig. 2r). Später erfahren die Rindenzellen vielfach Teilungen, welche jenen in den Hauptfäden und Ästen des Thallus analog sind. Aus den unteren Knoten des Hauptfadens gehen Rhizoide hervor, die gleichfalls Spitzenwachstum besitzen und eigentümliche gelenkähnliche Querwände aufweisen. — In den Internodialzellen und Rhizoiden ist gewöhnlich lebhaft Plasmaströmung zu beobachten. Die Membran ist gewöhnlich mit Kalk inkrustiert, daher die ganze Pflanze oft sehr brüchig.

Vegetative Vermehrung durch stärkereiche Rhizoidenknöllchen, durch Knöllchen, die aus den Knotenzellen der Hauptfäden hervor-

vorgehen, sowie durch einzelne Zweige und Thallusfragmente. Sexuelle Fortpflanzung durch Antheridien und Oogonien. Erstere gehen entweder aus dem Endgliede eines „blattartigen“ Seitenastes (*Nitella*) oder aus dem eines „blattartigen“ Seitenastes 2. Ordnung hervor; die Oogonien vertreten ganze derartige Seitenäste 2. Ordnung. Die Antheridien sind (Abb. 108, Fig. 2a) kugelige,

rotgefärbte Körper; ihre Wand besteht aus 9 Zellen, von denen 8 plattenförmig sind. Aus jeder dieser „Schildzellen“ (Abb. 108, Fig. 6 s) ragt nach

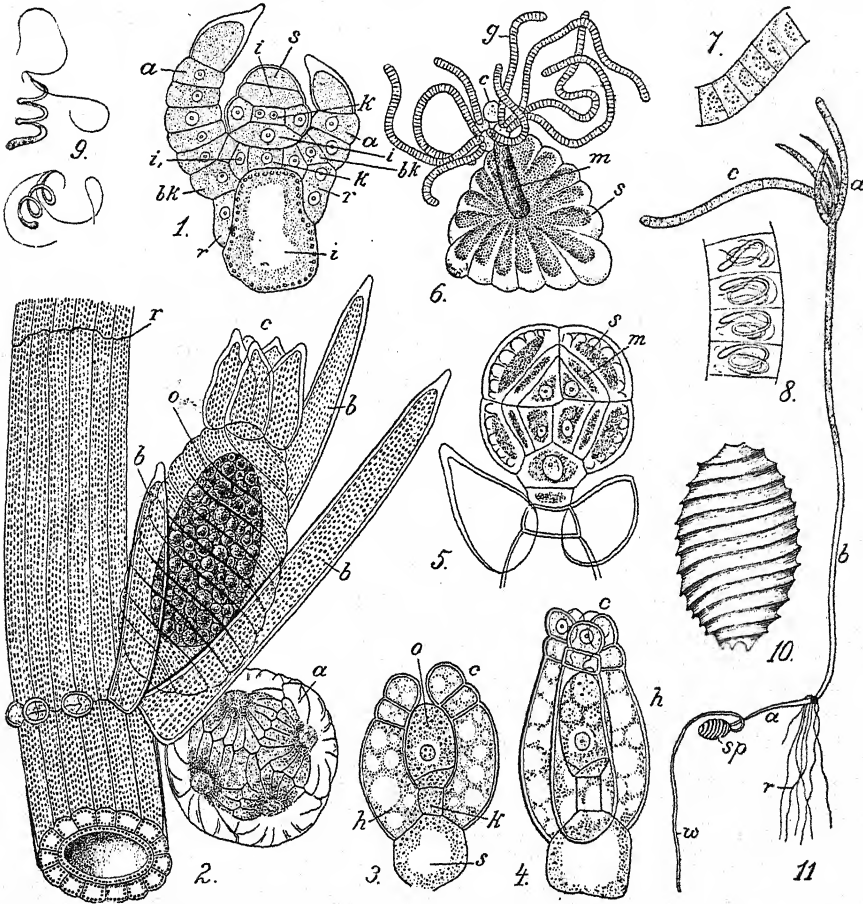


Abb. 108. Characeae. — Fig.*1, 2, 6, 9–11 *Chara fragilis*; Fig. 3–5, 7, 8 *Nitella flexilis*. — Fig. 1. Thallusspitze mit Scheitelzelle *s* und den Anlagen von Ästen *a*, *i* Internodialzellen, *k* Knotenzellen, *i*, Internodialzelle, mit der der linke Ast beginnt, *bk* Basilarknotenzellen der Seitenäste, der des linken hat nach oben eine Zelle und nach unten eine Rindenzelle *r* abgegeben, bei der des rechten Astes ist die Rindenzelle *r* eben in Entstehung. — Fig. 2. Thallusstück mit Oogonium *o* und Antheridium *a*. *c* Krönchen, *b* blattartige Äste, *r* Rindenzellen. — Fig. 3 u. 4. Anlage des Oogoniums, *o* Eizelle, am Grunde mit „Wendungs-
zellen“, *h* Hüllzellen, *c* Krönchen, *k* Knotenzelle, *s* Internodialzelle. — Fig. 5. Anlage des Antheridiums im Längsschnitte; *s* u. *m* wie Fig. 6. — Fig. 6. Eine Schildzelle *s* mit Manubrium *m*, Capitulum *c* und den Mutterzellen der Spermatozoiden *g*. — Fig. 7. Einige dieser Zellen, jung. — Fig. 8. Dieselben mit reifen Spermatozoiden. — Fig. 9. Spermatozoiden. — Fig. 10. Oospore. — Fig. 11. Vorkeim. — Fig. 2, 10 u. 11 schwach, die übrigen stark vergr. — Fig. 1–5, 7 u. 8 nach Sachs, 6 u. 9 nach Thuret, 10 Original, 11 nach N. Pringsheim.

innen eine kegelförmige Zelle (Manubrium, Fig. 6 *m*) hervor, welche am Ende mehrere kugelige Zellen (Capitulum *c*) trägt, von denen lange, mannig-

fach gekrümmte Zellfäden (*g*) ausgehen; diese bestehen aus den Mutterzellen der Spermatozoiden. Letztere sind schraubenförmig gewunden und tragen 2 Cilien (Abb. 108, Fig. 7—9). Die Oogonien (Abb. 108, Fig. 2*o*) sind den Ästen analog gebaut, sie sitzen einer Stielzelle (= Internodialzelle, Fig. 3*s*) auf, der eine kurze Knotenzelle (Fig. 3*k*) folgt, von der 5 schlauchförmige Hüllzellen (Fig. 3*h* u. 4*h*) ausgehen, welche das große Oogonium (*o*) umgeben und sich später schraubig um dieses legen. An den oberen Enden der Hüllzellen werden 5—10 Zellen abgeschnürt, die das sogenannte Krönchen (Fig. 2*c*, 3*c* u. 4*c*) bilden. Die Oogoniummutterzelle liefert außer der Eizelle 1—3 kleine Zellen, die am Grunde derselben verbleiben, die „Wendungszellen“. — Die Oosporen sind dicht mit Reservestoffen erfüllt; die Wand des Oogoniums ist gleichwie die Innenwände der Hüllzellen verkorkt, später mit Kalk inkrustiert (Fig. 10). — In der Oospore tritt Reduktionsteilung ein, welche die Bildung von 4 Kernen zur Folge hat, von denen 3 degenerieren. — Bei der Keimung entwickelt sich zuerst ein Vorkeim (Fig. 11). In der keimenden Oospore (*sp*) wird zunächst eine untere Zelle abgegliedert, die unverändert bleibt, die obere teilt sich und liefert ein primäres Rhizoid (*w*) und den Vorkeim; dieser wird mehrzellig (*a*—*c*), alsbald tritt in ihm eine langgestreckte Zelle (*b*) hervor, die nach oben und unten an je eine Knotenzelle angrenzt; aus ersterer wird die Anlage des Hauptfadens des Thallus (*d*), aus letzterer ein Kranz von Rhizoiden (*r*). Auch aus den obenerwähnten, als vegetative Fortpflanzungsorgane fungierenden Knöllchen, aus abgelösten Thallusstücken und aus Rhizoiden können Vorkeime hervorgehen.

Die Characeen sind im süßen und brackischen Wasser auf der ganzen Erde verbreitet. Die infolge der verkalkten Wände sehr resistenzfähigen Sporen finden sich nicht selten fossil. Durch Kalkabsonderung spielen Ch. vielfach eine wichtige Rolle bei der Tuffbildung. — A. Krönchen aus 10 Zellen gebildet, Internodialzellen unberindet: *Nitella* (häufige Arten: *N. mucronata*, *N. gracilis*, *N. hyalina*, *N. flexilis* u. a., Abb. 107, Fig. 3 u. 4), *Tolypella*. — B. Krönchen aus 5 Zellen gebildet, Internodialzellen meist berindet: *Chara* (z. B. *Ch. crinita*, *Ch. foetida*, *Ch. hispida*, *Ch. fragilis*, *Ch. aspera* u. a., Abb. 107, Fig. 1 u. 2), *Lamprothamnus*, *Tolypellopsis*, *Lichnothamnus*. — Bei *Chara crinita* finden sich außer den seltenen ♂ und ♀ Pflanzen, welche haploid sind und in den Kernen 12 Chromosomen führen, sehr häufig diploide weibliche Pflanzen, welche sich ohne Befruchtung apogam vermehren. Ernst führt diese Erscheinung auf eine vorhergegangene Kreuzung zurück¹⁴⁾.

Die Characeen stellen zweifellos die höchst organisierten Chlorophyceen dar. Durch den überaus regelmäßigen Thallusbau, durch den Mangel der Zoosporenbildung, vor allem durch Form und Bau der Spermatozoiden weichen sie von allen anderen Chlorophyceen ab, was durch Aufstellung einer eigenen Ordnung zum Ausdrucke kommen soll. Andererseits sind Beziehungen zu den *Siphonales* speziell zu den Dasycladaceen unverkennbar. Sie nehmen den *Siphonales* gegenüber eine ähnliche Stellung ein, wie die *Coltochaetaeae* den anderen *Ulotrichales* gegenüber. Da *Characeae* und *Coleochaetaeae* die höchstentwickelten Chlorophyceen darstellen, ist es verständlich, daß man wiederholt in ihnen die Vorläufer der Cormophyten, speziell der

¹⁴⁾ Vgl. Ernst A., Bastardierung als Urs. d. Apogamie. Jena 1918.

Archegoniaten erblicken zu können glaubte. Ja, sogar die systematische Zuweisung der Characeen zu den Archegoniaten wurde erwogen. Dazu liegt jedoch absolut kein Grund vor. Der Generationswechsel der Archegoniaten ist nicht einmal andeutungsweise vorhanden; die Ähnlichkeit der berindeten Oogonien mit den Archegonien ist eine rein äußerliche, sie sind ihrer Bildungsweise nach von den Archegonien gänzlich verschieden; die Bildung des Vorkeimes stellt eine recht interessante Konvergenzerscheinung dar, doch ist die Entwicklung des Vorkeimes eine ganz andere als etwa die des Protonemas bei einem Moose. Die einzige wirklich vorhandene Ähnlichkeit liegt in der Form der Spermatozoiden, die aber keineswegs von solcher Wichtigkeit ist, daß man auf sie hin irgendwelche direkte phylogenetische Beziehungen annehmen könnte. Eine gewisse Rolle haben bei dem Versuche, die Characeen mit den Archegoniaten in Beziehung zu bringen, die Wendungszellen im Oogonium gespielt. Es ist zweifellos richtiger, sie im Sinne von Ernst und Goebel zur Aufklärung der Homologien zwischen Oogonium und Antheridium der Characeen¹⁵⁾, als zur Konstruktion von Homologien mit den Archegonien heranzuziehen.

2. Klasse. Fungi¹⁶⁾.

Einzellig oder (zumeist) mehrzellig, dabei in den meisten Fällen mit deutlicher Differenzierung in Organe, welche der Ernährung, und in solche, die der

¹⁵⁾ Vgl. Ernst A., Üb. Pseudohermaphrodit. u. Mißb. d. Oog. b. *Nitella*. Flora 1901. — Goebel K., Über Homol. i. d. Entw. männl. u. weibl. Geschlechtsorg. Flora 1902.

¹⁶⁾ Vgl. von zusammenfassenden Werken: De Bary A., Vergleichende Morphologie u. Biologie der Pilze, Mycetozoen u. Bakterien. Leipzig 1884. — Brefeld O., Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft 1–4; Bot. Unters. über Hefepilze, Heft 5; Unters. aus d. Gesamtgeb. d. Mykologie, Heft 6–15. Leipzig u. Münster 1872–1912. — Rabenhorst L., Kryptogamenflora von Deutschl., Österr. u. d. Schweiz, 2. Aufl., I. Pilze, bearbeitet von G. Winter, H. Rehm, H. Sadebeck, A. Allescher, E. Fischer, G. Lindau, Leipzig 1880–1910. — Schröter J., Pilze in Kryptogamenflora v. Schles., III; 1889 und 1897–1908. — Zopf W., Die Pilze in Schenk, Handbuch der Botanik, IV. Bd., Breslau 1890. — Saccardo P. A., Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum, Tom. I bis XXII., Patavii 1882–1913. — Schröter J., Lindau G., Fischer E., Hennings P. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. Abt., 1, 1892–1900. — Tavel F. v., Vergleichende Morphologie d. Pilze, 1892. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., I., 1907. — Atkinson G. F., Some probl. in the evol. of the low. Fungi. Ann. mycol., VII., 1909. — Klebahn, Lindau, Herter, Diedicke u. a. in Krypt.-Fl. der Mark Brandenburg, 1905 ff. — E. Fischer, Lendner, Schellenberg, G. Büren in Beitr. z. Krypt.-Fl. d. Schweiz, 1904 ff. — E. Fischer in Handwörterb. d. Naturw., VII., 1912. — Gwynne-Vaughan H., Fungi, 1912. — Über Parasiten der Kulturpflanzen vgl. insbesondere: Kirchner O., Die Krankh. u. Beschädig. uns. landw. Kulturpfl., 2. Aufl., 1906. — Sorauer P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, II. Bd., bearb. v. Lindau, 3. Aufl., 1908; 4. Aufl., 1. Teil, 1921. — Tubeuf K. v., Pflanzenkrankheiten, Berlin 1895. — Frank A. B., Die Krankh. d. Pflanzen, II. Bd., 2. Aufl. 1896. — Eriksson J., Die Pilz-Krankh. d. landw. Kulturpfl.; deutsch v. A. Y. Grevillius, 1913. — Klebahn H., Phytopathologie, 1912. — Neger F. W., Krankheiten d. Waldbäume, 1919. — Stevens F. L., The fungi which cause plant. dis. New York 1913. — Oudemans C. A. J., Enum. syst. Fung. Vol. I–III, 1919–21. — Über technisch wichtige Pilze vgl.: Lafar F., Handb. d. techn. Mykolog. 1904. — Über Literatur vgl.: Lindau G. et Sydow P., Thesaurus litteraturae mycol. et lichenol. 2 Bde., 1908 u. 1909.

Fortpflanzung dienen. Zelle (mit wenigen Ausnahmen) mit deutlicher Membran¹⁷⁾, welche aus Zellulose oder Chitin besteht, mit Kern und Cytoplasma. „Vielkernige Zellen“ kommen vor. Chlorophyll oder andere funktionell gleichwertige Stoffe und durch diese gefärbte Chromatophoren fehlen. Die vegetativen Zellen sind zumeist fadenförmig (Hyphen) oder zu mit Spitzenwachstum begabten Fäden verbunden, die sich vielfach zu ansehnlichen Geflechten (Mycelium) und überdies oft zu größeren, die Fortpflanzungsorgane tragenden Körpern (Fruchtkörper) verbinden. Die Verbindung der Hyphen untereinander ist dabei eine lose (Plektenchym) oder eine so innige, daß das ganze an die parenchymatischen Gewebe erinnert (Pseudoparenchym). Vegetative Fortpflanzung, respektive Vermehrung findet in mannigfacher Weise statt: durch Fragmentation der Mycelien und Auswachsen der Fragmente zu neuen Individuen, durch endogen in Mutterzellen (Sporangien) entstehende Sporen (Endosporen), durch exogen gebildete, abgeschnürte Sporen (Konidien), durch Zerfall eines Zellfadens in seine einzelnen, fortpflanzungsfähigen Zellen (Oidiumbildung), durch in der Kontinuität des Hyphenfadens auftretende oder durch Umbildung vegetativer Hyphen entstehende sporenartige Gebilde (Chlamydosporen) etc. Nur selten haben endogene Sporen den Charakter von Schwärmsporen (bei *Phycomycetes*). Sexuelle Fortpflanzung wurde bei zahlreichen Pilzen sicher nachgewiesen, und zwar: Kopulation ruhender Teile (*Zygomycetes*), Eibefruchtung mit zum Oogonium hinwachsenden Antheridien (*Saprolegniaceae*, *Ascomycetes* zum Teil) oder mittels beweglicher Spermatozoiden (*Monoblepharidales*) oder endlich mittels unbeweglicher Spermation (*Ascomycetes* zum Teil, speziell *Laboulbeniales*). Parthenogenese kommt vor. Bei vielen Pilzen erscheint der Befruchtungsvorgang stark vereinfacht.

Außer einer Art der sexuellen Fortpflanzung können eine oder mehrere Arten vegetativer Fortpflanzung bei demselben Pilze vorkommen, ebenso bloß mehrere Arten der letzteren. Diese verschiedenen Arten der Fortpflanzung stehen entweder nicht mit einem obligaten Generationswechsel im Zusammenhange, sondern sind der Ausdruck der Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen, oder aber es kommt zu einem typischen antithetischen Generationswechsel. Manche Sporen (vegetative wie sexuelle) haben den Charakter von Dauersporen; es kommt auch Umbildung ganzer Mycelien oder Mycelteile zu Dauergeweben (Sklerotien und Rhizomorphen) vor.

Nur ein relativ kleiner Teil der Pilze ist wasserbewohnend; die Mehrzahl lebt außerhalb des Wassers. Die Pilze entnehmen ihre Nahrung in Form organischer Verbindungen lebenden Organismen (parasitische Pilze) oder nicht lebenden Substraten (saprophytische Pilze) oder sie empfangen

¹⁷⁾ Für große Gruppen der Pilze wurde nachgewiesen, daß die Zellmembran Chitin enthält, vgl. Scholl E., Die Reindarstellung v. Chitin aus *Boletus edulis*. Sitzb. d. k. Akad. Wien, CXVII. Bd., 1908. — Wettstein F., Das Vorkommen v. Chitin u. seine Verwertung als syst.-phylog. Merkmal. Sitzb. Akad. Wien, 130. Bd., 1921.

dieselben von Organismen, mit denen sie symbiotisch vereinigt sind; sie leben dabei entweder ganz im Innern des Substrates (endobiotisch) oder zum Teil außerhalb desselben (epibiotisch). Manche Pilze entsenden zur Nahrungsaufnahme Zweige (Haustorien) ihrer Mycelfäden in das Innere der Zellen der Wirtspflanze oder des Wirtstieres. Mit der Aufnahme organischer Substanzen, bzw. mit der Ausscheidung solcher durch Pilze hängen oft auffallende Veränderungen des Substrates zusammen (Krankheiten, Zerstörung abgestorbener Pflanzen- und Terteile, Gärungen etc.).

Die Pilze sind als an die heterotrophe Lebensweise angepaßte Formenreihen aufzufassen, welche auf „Algen“ zurückzuführen sind. Der Mangel, respektive Verlust des Chlorophylls oder physiologisch analog wirkender Stoffe hängt mit jener Anpassung zusammen. Zugleich zeigen die Pilze auch die Tendenz der Anpassung an eine Lebensweise außerhalb des Wassers; damit stehen der Verlust der Befruchtung durch im Wasser schwimmende Spermatozoiden und die Tendenz zur Ausbildung von Fruchtkörpern als Hüllen für die Fortpflanzungsorgane im Zusammenhang. Diejenigen Pilze, welche den Eindruck der entwicklungsgeschichtlich am niedrigsten stehenden machen, leben noch im Wasser. Sind die Pilze auch phylogenetisch auf „Algen“ zurückzuführen, so sind sie doch hinsichtlich der morphologischen Ausgliederung und Mannigfaltigkeit weit über jene hinausgegangen, was mit der Mannigfaltigkeit der Anpassung an verschiedene Lebensweisen zusammenhängt.

Die Phylogenie der Pilze ist noch keineswegs ganz geklärt; daher hat die Systematik derselben in mehrfacher Hinsicht noch nicht den Charakter des Definitiven¹⁸⁾.

Zunächst haben wir gar keinen Anlaß anzunehmen, daß die Klasse der Pilze eine monophyletische ist, es dürfte sich wiederholt der Vorgang der Umprägung von „Algen“ in „Pilze“ abgespielt haben. Wir finden einerseits bei verschiedenen Algengruppen Anpassung an die heterotrophe Ernährung verbunden mit Chlorophyllverlust, andererseits bei den Pilzen mehrfach Anklänge an Algen. In ersterer Hinsicht sei (ganz abgesehen von den Myxophyten, Schizophyten und Zygothyten) das häufige Vorkommen heterotropher Flagellaten erwähnt, das Vorkommen apochlorotischer *Volvocales* (*Polytoma*, *Chlamydolepharis*, *Seyamina* u. a.), die Existenz farbloser und heterotropher *Protozoococcales* (*Myurococcus*, *Rhodochytrium*, *Prototheca* u. a.), die Annäherung an die heterotrophe Ernährung bei den *Chroolepidaceae* (*Cephaleuros*) unter den *Ulotrichales*, bei den *Valoniaceae* (*Halicystis*), *Phyllosiphonaceae* und *Botrydiaceae* (*Geosiphon*) unter den *Siphonales*.

In der zweiterwähnten Hinsicht sei hervorgehoben, daß unter den *Chytridiales* unleugbare Anklänge an die Flagellaten sich finden, daß die *Monoblepharidales* und manche Oomyceten unschwer als apochlorotische Abkömmlinge von Chlorophyceen gedeutet werden können.

Von den drei Hauptgruppen der Pilze steht die erste, die der *Phycomycetes* nach dem eben Gesagten zweifellos den „Algen“ am nächsten, allerdings unter Festhaltung ihres polyphyletischen Charakters. Der ähnliche Zellbau, überraschend ähnliche Befruchtungsvorgänge, Vorkommen bewimpelter Spermatozoiden und von Zoosporen bei einigen Formen sprechen für diese Auffassung. Die Stellung der *Phycomycetes* am Beginne des Pilzsystemes darf aber nicht so aufgefaßt werden, daß die heute lebenden *Phycomyceten* etwa durchwegs ursprüngliche Typen sind, von denen sich die anderen Pilze ableiten lassen; es sind relativ junge Deszendenten der Algen darunter und ihre Stellung am Beginne der Pilze ist nur der Ausdruck des Wunsches, diejenigen Pilzformen, welche den „Algen“ noch am ähnlichsten sind, diesen zu nähern und damit zu demonstrieren, wie etwa Zwischenformen zwischen „Algen“ und den höheren Pilzen ausgesehen haben können.

Die zweite Hauptgruppe der Pilze, die der *Ascomycetes*, zeigt einerseits recht klare Beziehungen zu dem durch die *Phycomyceten* repräsentierten Typus, auf der anderen Seite

¹⁸⁾ Vuillemin P., Les bases actuelles de la syst. en mycolog. Progr. rei bot., II., 1908.

aber auch Befruchtungsvorgänge (Typus III, vgl. S. 193), wie solche weder bei den Phycomyceten, noch bei den Chlorophyceen vorkommen. Dies macht die Auffassung möglich, daß die Ascomyceten verschiedener Herkunft sind, die ganze Gruppe eine polyphyletische und daher systematisch umzugestaltende ist. Vorläufig ist eine solche Auflösung der Ascomyceten unmöglich; da ein Teil derselben, und zwar gerade jener Teil, dessen Befruchtungsvorgänge am besten studiert sind, sich ungezwungen den Phycomyceten anschließen läßt, da anderseits die Möglichkeit nicht ausgeschlossen erscheint, den Zusammenhang des anderen Teiles mit jenen aufzuklären, so dürfte es gegenwärtig das zweifellos richtigste sein, die Gruppe der Ascomyceten als eine einheitliche zu belassen und als stärker abgeleiteten Typus dem einfacheren Typus der Phycomyceten anzuschließen.

Die dritte Hauptgruppe der Pilze, die der *Basidiomycetes*, zeigt so klare Homologien mit der der *Ascomycetes*, daß es ungezwungen erscheint, sie als Paralleltypus derselben aufzufassen, der allerdings in mehrfacher Hinsicht entwicklungsgeschichtlich weiter gediehen ist als jener der Ascomyceten und daher auch in der Darstellung auf diese folgt.

Überblickt man das ganze Pilzreich nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern auch unter Beachtung des physiologischen Verhaltens, speziell der zunehmenden Unabhängigkeit von der Gegenwart des Wassers, so ergibt sich eine sehr beachtenswerte Analogie mit den Cormophyten. Wie noch weiterhin darzulegen sein wird, haben wir allen Grund, die Entwicklung der Cormophyten aus algenartigen Organismen als fortschreitende Anpassung an das Landleben aufzufassen; diese Anpassung erfolgte auf dem Wege des Generationswechsels. Nun findet sich auch bei den Ascomyceten und Basidiomyceten Generationswechsel, nämlich Wechsel zwischen Stadien mit einkernigen und solchen mit zweikernigen Zellen (bzw. Zellen mit einfacher und Zellen mit doppelter Chromosomenzahl¹⁹⁾), deren Abschluß in dem einen Fall ein Sexualakt, im andern eine Reduktionsteilung ist; die haploiden, bei den Ascomyceten vorherrschenden Stadien treten bei den Basidiomyceten zugunsten der diploiden zurück. Die Pilze stellen bei dieser Auffassung eine formenreiche Abteilung des Pflanzenreiches dar, welche unter Verlust der autotrophen Ernährung aus wasserbewohnenden „Algen“ auf dem Wege eines Generationswechsels zu landbewohnenden Organismen geworden sind, während die Cormophyten auf ähnlichem Wege aus wasserbewohnenden „Algen“ unter Beibehaltung der autotrophen Ernährung sich weiter entwickelten.

Fossile Pilze, welche in nennenswerter Weise die Ausarbeitung des Pilzsystems beeinflussen würden, sind bisher nicht bekannt geworden. Die Existenz von Pilzen läßt sich mit Sicherheit schon für die paläolithische Epoche annehmen, und zwar auf Grund des Nachweises von Mycelien in Pflanzenresten. Aus tertiären Ablagerungen sind Polyporaceen und Agaricaceen, die von rezenten wenig abweichen, bekannt geworden.

A. Parasitisch und saprophytisch lebende Pilze²⁰⁾.

(*Eumycetes*, Pilze im engeren Sinne.)

1. Unterklasse. *Phycomycetes*. Algenpilze.

Mycelium stets oder doch im vegetativen Zustande einzellig, häufig vielkernig²¹⁾ und ohne Scheitelwachstum; seltener schon im vegetativen Zustande vielzellig mit einkernigen Zellen. Neben verschiedenen Formen

¹⁹⁾ Vergl. S. 38.

²⁰⁾ Einschließlich jener Pilze, welche symbiotisch mit Cormophyten vereinigt vorkommen (Mykorrhiza u. dgl.).

²¹⁾ Über die Auffassung dieser „vielkernigen Zellen“ vgl. das S. 148 Gesagte.

vegetativer Fortpflanzung ist meist auch sexuelle Fortpflanzung durch Kopulation oder Eibefruchtung vorhanden. Häufig Zoosporenbildung.

Vielfach wasserbewohnend, d. h. parasitisch oder saprophytisch auf Wassertieren und Wasserpflanzen, doch auch auf relativ trockenen Substraten.

Die zytologischen Verhältnisse der meisten *Ph.* sind wenig geklärt. Die Reduktionsteilung scheint bei der Keimung der Oosporen, respektive Zygoten einzutreten, die *Ph.* sind demnach Haplobionten, ein antithetischer Generationswechsel fehlt.

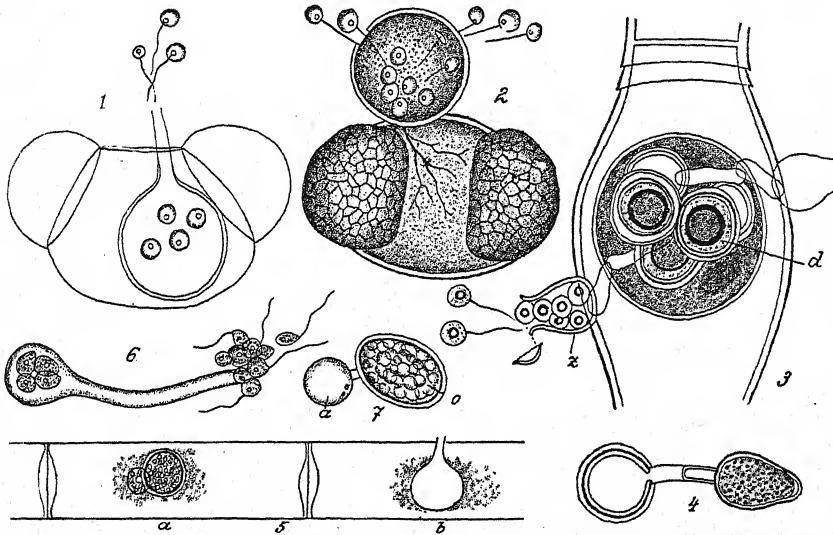


Abb. 109. *Olpidiaceae* u. *Rhizidiaceae*. — Fig. 1. *Olpidium pendulum* in einem Koniferen-Pollenkorn; 400fach vergr. — Fig. 2. *Rhizopodium pollinis*, ebenso. — Fig. 3 u. 4. *Chytridium olla*. Fig. 3 Dauersporen (d) und Zoosporangien (z) im Oogonium eines *Oedogonium*; Fig. 4 Dauerspore, ein Zoosporangium treibend; 375fach vergr. — Fig. 5–7. *Pseudolpidiopsis Schenkiana*. Fig. 5 Oospore (a) und entleertes Zoosporangium (b) in den Zellen einer Alge; Fig. 6 Zoosporangium, 300fach vergr.; Fig. 7 Oospore (o) mit noch anhängendem Antheridium (a), 500fach vergr. — Nach Zopf und De Bary.

1. Ordnung. *Chytridiales*²²⁾.

Vegetationskörper ein membranloses protoplasmatisches Gebilde, manchmal aus mycelähnlichen, fädigen Gebilden bestehend. Membranen, soweit untersucht, aus Chitin bestehend. Sexuelle Fortpflanzung, und zwar Ei-

²²⁾ Vgl. Zopf W., Zur Kenntn. d. Phycomyc. I. Nova Acta Leop. Carol. Acad., 1884. — Fischer A., *Phycomycetes* in Rabenh. Kryptog.-Flora, 2. Aufl., I. Bd., 4. Abt., 1892. — Stevens F. L. and A. C., Mitos. of the prim. nucl. in *Synchytr.* Bot. Gaz., XXXV., 1903. — Löwenthal W., Weit. Unters. an Chytrid. Arch. f. Protistenkunde, 1904. — Guttenberg H. v., Cytolog. Stud. an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., XLVI. Bd., 1909. — Griggs R. F., Some asp. of Amitosis in *Synch.* Bot. Gaz., 47., 1909. — Barrett J. T., Developm. and sexual. of *Olpidiopsis*. Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Wager H., The life-history and cytol. of *Polyphagus*. Ann. of Bot., XXVII., 1913.

befruchtung in einzelnen Fällen. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporangien und durch einzellige Dauersporen, welche später zu Zoosporangien werden. Meist parasitisch in Wasserpflanzen und Wassertieren oder in Landpflanzen, seltener saprophytisch.

Die systematische Stellung der Gruppe ist durchaus nicht ganz klar; ein Teil der *Ch.* umfaßt wohl sicher Flagellaten-Abkömmlinge. Die *Woroninaceae* weichen von den übrigen *Ch.* durch die zweiwimperigen Zoosporen ab und sind vielleicht anderer Herkunft.

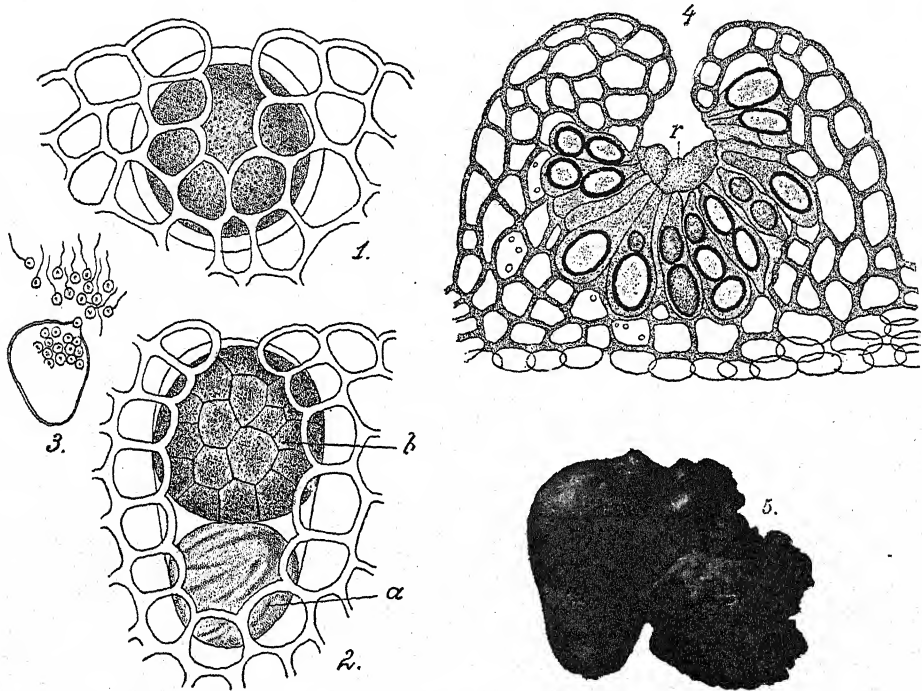


Abb. 110. *Synchytriaceae*. — Fig. 1–4. *Synchytrium Succisae*. — Fig. 1. Individuum im Gewebe der Nährpflanze (*Succisa*), mit Membran umgeben. — Fig. 2. Bildung der Zoosporangien (*b*) nach Abstoßung der äußeren Membran (*a*). — Fig. 3. Einzelnes Zoosporangium im Momente der Entleerung der Zoosporen. — Fig. 4. Dauersporen im Gewebe der Nährpflanze nach Entleerung des Zoosporangiensorus, dessen Reste bei *r*. — Fig. 5. Kartoffel mit Krebswucherung, hervorgerufen durch *Synchytrium endobioticum*. — Fig. 1–4 vergr.; Fig. 5 verkl. — Fig. 1–4 nach Schroeter, Fig. 5 Original.

1. Familie. ***Woroninaceae***. Vegetative Zelle membranlos. Die ganze Zelle wandelt sich in ein umhütetes Zoosporangium oder in eine Dauerspore um, welche nach einer Ruhezeit zu einem Zoosporangium wird. Der Bildung der Dauerspore scheint (ob immer?) ein Befruchtungsvorgang vorauszugehen. Zoosporen mit 2 Cilien.

Pseudolpidium Saprolegniae in *Saprolegnia*.

2. Familie. ***Olpidiaceae***. Der vorigen Familie ähnlich. Zoosporen mit 1 Cilie.

Olpidium endogenum häufig in Desmidiaceen, *O. entophyllum* in anderen Süßwasser-algen, *O. pendulum* u. a. (Abb. 109, Fig. 1) in Pollenkörnern, *O. Brassicae* in Keimpflanzen des Kohles u. a. — *Pseudolpidiopsis Schenkiana* in Zygnemataceen (Abb. 109, Fig. 5–7).

3. Familie. **Synchytriaceae**. Vegetative Zelle membranlos. Die ganze Zelle umgibt sich schließlich mit einer Membran und bildet nach Abstoßung des äußeren Teiles derselben mehrere Zoosporangien. Aus der vegetativen Zelle können auch mehrere Dauersporen oder eine Dauerspore werden. Zoosporen mit 1 Cilie.

Arten der Gattung *Synchytrium*²³⁾ in den Geweben höherer Pflanzen (*Taraxacum*, *Succisa*, *Stellaria*, *Lysimachia* u. a.) (Abb. 110). — *S. endobioticum* (= *Chrysophlyctis endobiotica*) verursacht den gefürchteten „Kartoffelkrebs“.



Abb. 111. Kohlhernie der weißen Rübe, *Brassica Rapa*, verkl. — Nach Tubeuf.

4. Familie. **Plasmodiophoraceae**²⁴⁾. Vegetatives Stadium membranlos, schließlich in Sporen zerfallend, die bei der Keimung Schwärmer mit 1 Cilie liefern. Sporen manchmal zu Ballen vereinigt.

²³⁾ Tobler G., Die Synchytrien. Arch. f. Protistenk., XXVIII., 1913. — Bally W., Cytol. Stud. an Chytrid. Jahrb. f. w. Bot., L. Bd., 1911.

²⁴⁾ Spezielle Literatur: Woronin M., *Plasmodiophora Br.* Jahrb. f. w. Bot., XI., 1878. — Nawaschin S., Beob. üb. d. fein. Bau etc. v. *Plasmod. Br.* Flora, 1899. — Maire R. et Tison A., Nouv. rech. d. l. *Plasmod.* Annal. mycol., IX., 1911. — Winge Ö., Cytol. stud. in the *Plasmod.* Arkiv f. Bot., 12. Bd., 1913. — Schwartz E. J., The *Plasmod.* etc. Annal. of Bot., XXVIII., 1914.

Die Familie wurde früher unter dem Namen der *Phytophycineae* zu den Myxophyten gestellt. Die Cytologie und der Chemismus der Membran (Chitin) macht es unzweifelhaft, daß die Verwandtschaft mit den *Chytridiales* viel größer ist. — Parasiten in Blütenpflanzen, an denen sie zumeist Anschwellungen hervorrufen, so *Sorosphaera* bei *Veronica*, *Sorodiscus* bei *Callitriche*, *Tetramyxa* bei *Ruppia* u. a. — *Spongospora subterranea* erzeugt den „Schwammschorf“ der Kartoffeln. — Am bekanntesten ist *Plasmidiophora Brassicae*, der Erreger der „Kohlhernie“ oder des „Kohlkropfes“ bei der Kohlpflanze (*Brassica oleracea*) und anderen Cruciferen (Abb. 111 u. 112).

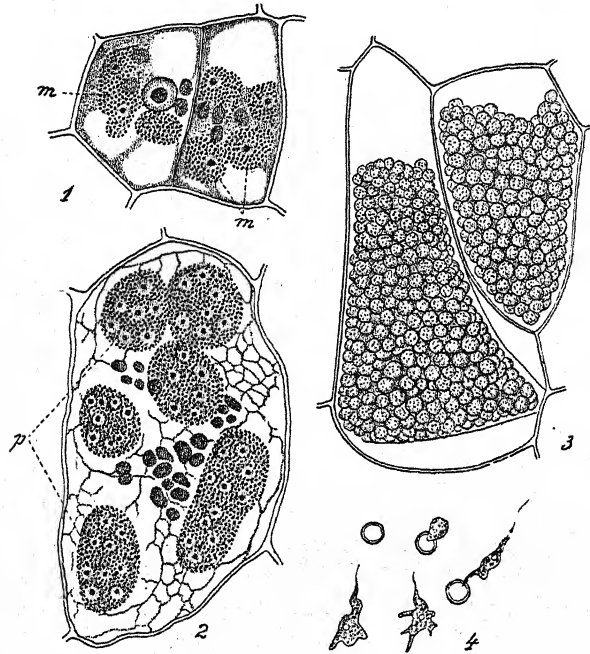


Abb. 112. *Plasmidiophora Brassicae*. — Fig. 1—3 Zellen aus dem Gewebe der Wirtspflanze mit verschiedenen Entwicklungsstadien des Pilzes (*m* und *p*); Fig. 3 mit Sporen. — Fig. 4. Sporenkeimung. — Fig. 1 u. 2 nach tingierten Präparaten. — Stark vergr. — Nach Nawaschin (Fig. 1. u. 2) und Woronin (Fig. 3 u. 4).

5. Familie. ***Rhizidiaceae***. „Vegetatives Mycelium“ stets in Form eines sehr feinen wurzelähnlichen Geflechtes vorhanden. Zoosporangien einzeln aus dem vegetativen Mycelium oder aus einer Dauerspore entspringend; manchmal auch Eibefruchtung.

Chytridium olla in Oogonien von *Oedogonium* (Abb. 109, Fig. 3 u. 4)), *Entophlyctis*- und *Rhizophidium*-Arten in Süßwasseralgen, *Rh. pollinis* in Pollenkörnern (Abb. 109, Fig. 2). — *Polyphagus Euglenae* auf *Euglena*.

Durch mächtiger entwickelte mycelartige Stränge ist die kleine (6.) Familie der ***Cladochytriaceae*** (*Cladochytrium* u. a.) gekennzeichnet.

2. Ordnung. ***Monoblepharidales***^{25).}

²⁵⁾ Vgl. Cornu M. in Bull. d. l. soc. bot. d. France, 1871. — Thaxter R., New or pecul. aquat. fungi, I. Bot. Gaz., 1895. — Lagerheim G., Unters. üb. Monoblepharid.

Vegetatives Mycelium kräftig entwickelt, einzellig, vielkernig, später oft mehrzellig. Membran aus Zellulose bestehend. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporen, welche 1, 2 (?) oder zahlreiche Wimpern tragen. Sexuelle Fortpflanzung mit eineiigen Oogonien und Antheridien, welche einwimperige Spermatozoiden entwickeln.

Saprophytisch auf im Wasser liegenden Teilen von Holzpflanzen.

Einzige Familie: *Monoblepharidaceae*. (Abb. 113 und 114.)

Monoblepharis mit einwimperigen Zoosporen; *Myrioblepharis* mit polyciliaten Zoosporen (bemerkenswerte Ähnlichkeit mit *Vaucheria*). — Die *M.* machen durchaus den Eindruck relativ junger Abkömmlinge von Chlorophyceen.

3. Ordnung. *Oomycetes*²⁶⁾.

Mycelium kräftig entwickelt, wenigstens anfangs „einzellig“ und vielkernig. Membran aus Zellulose bestehend. Vegetative Fortpflanzung durch Zoosporen, welche endogen in Zoosporangien entstehen, seltener durch Konidien. Sexuelle Fortpflanzung durch Oosporen, welche in Ein- oder Mehrzahl im Innern von Oogonien gebildet werden. Befruchtung durch in das Innere der Oogonien eindringende Befruchtungsschläuche. — Vorherrschend Parasiten.

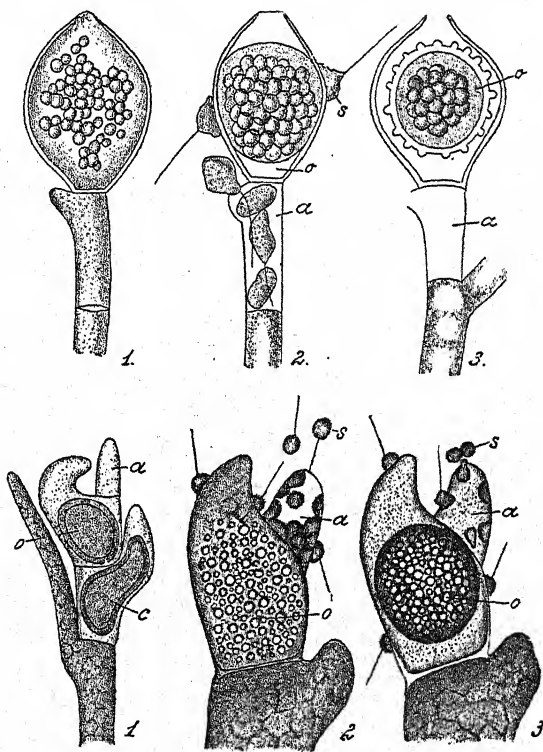


Abb. 113. *Monoblepharidaceae*. — Obere Reihe: *Monoblepharis sphaerica*. Entwicklung der Oogonien *o* und Antheridien *a*. *s* Spermatozoiden; 800fach vergr. — Nach Cornu. — Untere Reihe: *M. insignis*. — Entwicklung der Oogonien *o* und Antheridien *a*. *s* Spermatozoiden. *o* und *c* in Fig. 1 Oosporen. — Nach Thaxter.

Bih. till k. Sv. Vet. Akad. Handl., 1900. — Woronin M., Beitr. z. Kennt. d. Monobleph. Mém. d. Acad. d. Petersb., 1902.

²⁶⁾ Humphrey J. E., The Saprolegn. of the Unit. Stat. Transact. Am. philos. soc., XVII., 1893. — Fischer A., a. a. O. — Wager H., On the struct. and reprod. of *Cystopus*. Ann. of Bot., X., 1896; On the fertiliz. of *Peron. paras.*, l. c., 1900. — Klebs G., Zur Physiol. d. Fortpfl. ein. Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII. u. XXXIII., 1898, 1899. — Berlese A. N., Üb. d. Befr. u. Entw. d. Oosphäre. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXI., 1898; Saggio di una Monogr. d. Peronosporac., 1903. — Stevens F. L., The comp. oosphere of

Nach allgemeinen Gesichtspunkten wäre man geneigt, Kopulation nicht differenzierter Gameten für ursprünglicher anzusehen als Eibefruchtung; dies hat auch vielfach dazu geführt, die *Zygomycetes* systematisch den *Oomycetes* vorangehen zu lassen. Die Erkenntnis, daß die „Gameten“ der *Zygomyceten* genetisch auf Sporangien zurückzuführen sind, macht die Anwendung des erwähnten Gesichtspunktes hier unmöglich, umsomehr, als die *Oomycetes* zweifellos den Chlorophyceen noch näher stehen (Zellulose-Membranen, bewimperte Zoosporen) als die *Zygomycetes*.

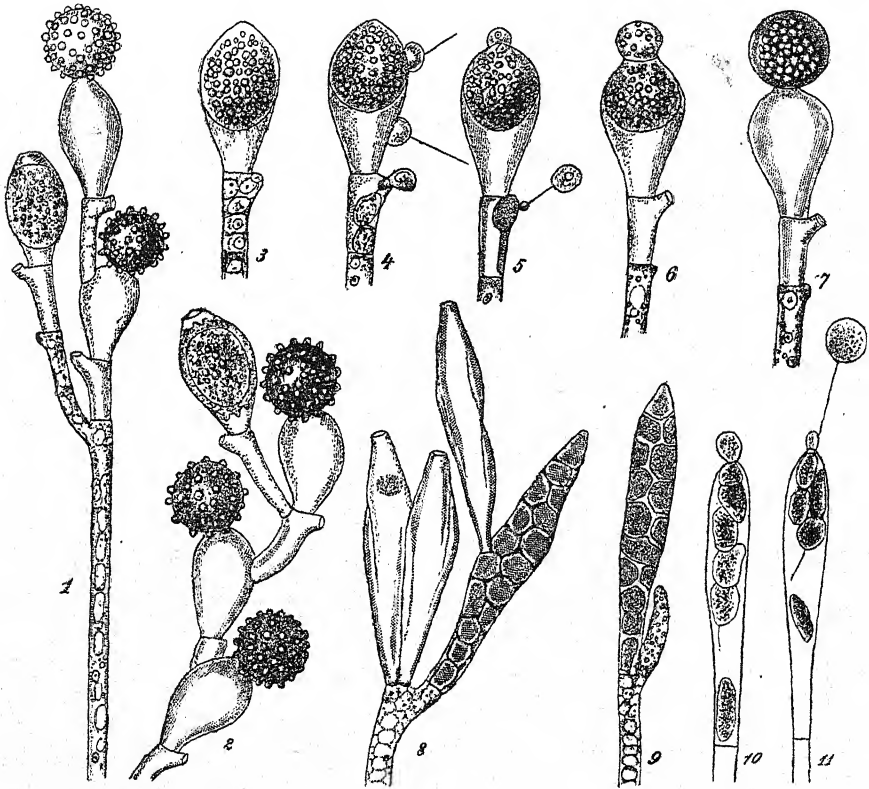


Abb. 114. *Monoblepharidaceae*. — Fig. 1–7 *Monoblepharis sphaerica*; Fig. 8–11 *M. macrandra*. — Fig. 1 u. 2 Fadenstück mit Antheridien, Oogonien und reifen, aus den Oogonien hervorgetretenen Oosporen. — Fig. 3–7 Oogonien, Antheridien, Befruchtung und Heraus-treten der Oospore. — Fig. 8–11 Zoosporangienbildung. — Stark vergr. — Nach Woronin.

Albugo. Bot. Gaz., 1899; Gametogen. and fertil. in *Albugo*, l. c., 1901. — Davis M., The fertil. of *Albugo*. Bot. Gaz., 1900; Oogen. in *Saprolegnia*, l. c., 1903. — Trow A. H., On fertil. in the *Saprolegn.* Ann. of Bot., 1904. — Ruhland W., Stud. üb. d. Befr. b. *Albugo*. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIX., 1904. — Claussen P., Üb. Eientw. u. Befr. b. *Saprol.* Ber. d. d. b. Ges., XXVI., 1908. — Gieters A. J., New spec. of *Achlya* and *Saprolegn.* Bot. Gaz., LX., 1915. — Murphy P. A., The morph. and cytol. of *Phytophthora erythros.* Ann. of Bot., XXXII., 1918. — Weston W. H., The develop. of *Thraustotheca*. Ann. of Bot., XXXII., 1918; Repaet, zoospore emerg. in *Dichyuchus*. Bot. Gaz., LXVIII., 1919.

1. Unterordnung. **Saprolegniineae**. Mycelium kräftig entwickelt, einzellig, schließlich oft mehrzellig. Zoosporangien endständig. Zoosporen mit 2 Wimpern. Oogonien ein- bis vieleiig. Befruchtung durch einen Befruchtungsschlauch; Parthenogenesis häufig. — Parasitisch oder saprophytisch auf Wassertieren oder auf im Wasser faulenden Tieren, seltener auf Pflanzen.

Einzige Familie: **Saprolegniaceae**. (Abb. 115.)

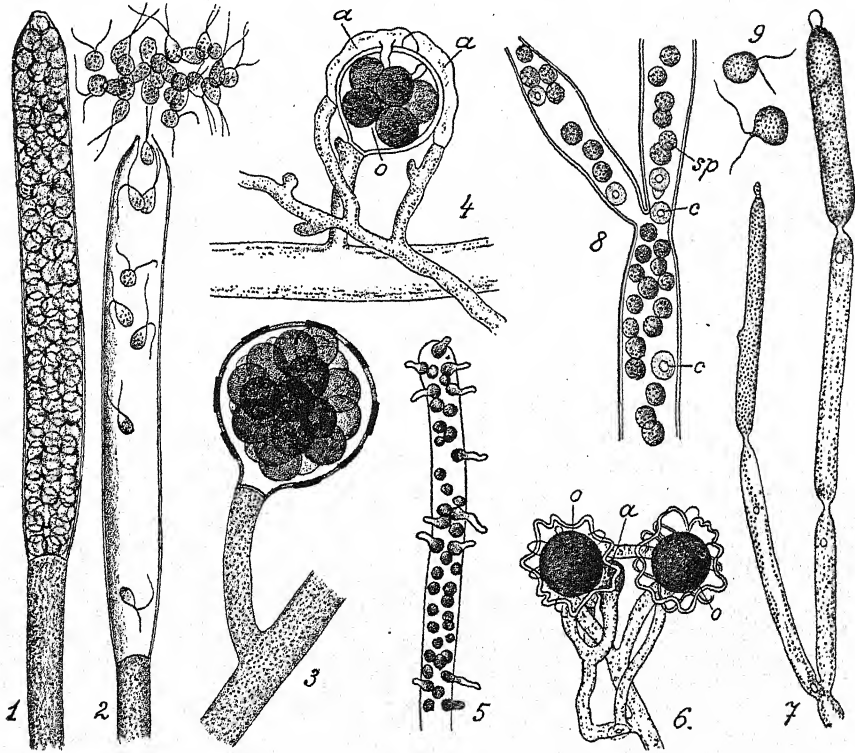


Abb. 115. *Saprolegniaceae*. — Fig. 1–3. *Saprolegnia Thureti*; 200fach vergr. Fig. 1 Zoosporangium vor, Fig. 2 während der Entleerung, Fig. 3 Oogonium. — Fig. 4. *Dictyuchus clavatus*, Oogonium o und Antheridien a; 160fach vergr. — Fig. 5. *Aplanes Braunii*, Zoosporangium mit keimenden Sporen. — Fig. 6. *Aplanomyces stellatus*, Oogonien o und Antheridium a; 390fach vergr. — Fig. 7–9. *Apodia lactea*. Fig. 7 junge Zoosporangien, 200fach vergr.; Fig. 8 Teil eines älteren Zoosporangiums mit Zoosporen sp und Cellulinkörnern c, 300fach vergr.; Fig. 9 Zoosporen, 430fach vergr. — Fig. 1–3 nach Thuret, 4–6 nach De Bary, 7–9 nach N. Pringsheim.

Mehrere Arten, wie *Saprolegnia Thureti*, *dioica*, *Achlya prolifera* u. a. (Abb. 115) häufig auf Fischen („Fischschimmel“), unter diesen heftige Epidemien erzeugend, andere Arten auf im Wasser faulenden Insekten, Vögeln etc. — *Apodia* (= *Leptomitus*) *lactea* (Abb. 115, Fig. 7–9), Mycelfäden stellenweise eingeschnürt, oft dichte, schimmelartige, flutende Massen in Abwässern von Fabriken bildend. — *Achlya*, *Aplanes*, *Aplanomyces*.

2. Unterordnung. **Ancylistidineae**. Mycelium schwach entwickelt, zur Zeit der Fortpflanzung in einzellige Oogonien und Antheridien oder in Zoo-

sporangien und überdies manchmal in vegetative Zellen geteilt. Membran aus Zellulose bestehend. Zoosporen mit 2 oder mit 1 Wimper.

Die Unterordnung wird gewöhnlich zu den *Chytridiales* gestellt, von denen sie jedoch durch den Chemismus der Membran und die Ausbildung des Myceliums abweicht. Man erhält den Eindruck, daß es sich um reduzierte *Saprolegniaceae* handelt.

Einzige Familie: *Ancylistidaceae*. (Abb. 116.)

Süßwasseralgen bewohnend, z. B. *Myzocythium proliferum*, *Lagenidium Rabenhorstii*, *Ancylistes Closterii* u. a.

3. Unterordnung. *Peronosporineae*. Mycelium kräftig entwickelt, bis zur Fortpflanzung einzellig, im Innern der Nährpflanzen (nur bei *Pythium* teilweise außerhalb) lebend, Haustorien (Abb. 117, Fig. 1; 118; 119, Fig. 2) bildend.

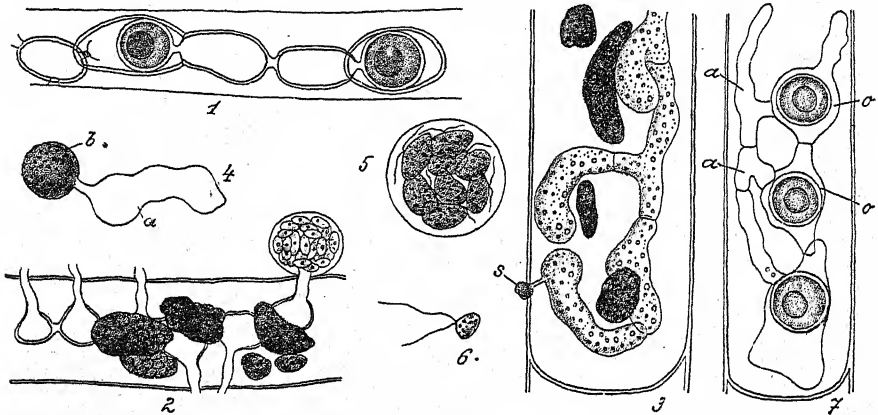


Abb. 116. *Ancylistidaceae*. — Fig. 1 u. 2. *Myzocythium proliferum*; 250fach vergr. Fig. 1 Oogonien und entleerte Antheridien; Fig. 2 ein noch gefülltes und fünf leere Zoosporangien. — Fig. 3–7. *Lagenidium Rabenhorstii*; 540fach vergr. Fig. 3 *Spirogyra*-Zelle mit Mycellium und jungem Zoosporangium (s); Fig. 4 Mycelstück a mit jungem Zoosporangium b, isoliert; Fig. 5 reifes Zoosporangium; Fig. 6 Zoospore; Fig. 7 Oogonien o und Antheridien a. — Nach Zopf.

Ungeschlechtliche Konidien an den Enden über das Substrat emporwachsender Träger oder von Ästen derselben. Zoosporen mit 2 Wimpern; wenn überhaupt vorhanden, aus den Konidien (oder Oosporen) entstehend. Die Konidie ist daher einem ganzen Zoosporangium homolog. Sexuelle Sporen entstehen meist im Innern des Substrates; Oogonien einsporig, Antheridien einen Befruchtungsschlauch treibend. Befruchtung tritt in der Regel ein; Parthenogenesis selten. — Parasiten auf Landpflanzen, seltener (*Pythium*) auf Wasserpflanzen oder im Wasser liegenden Tieren.

Antheridien stets vielkernig; Oogonien mit 1 Eizelle und Periplasma, in der Eizelle ein dichter Teil, das Cönozentrum. Eizelle mit 1 Kern (*Peronospora*, *Albugo candida*) oder mit mehreren Kernen (*Albugo Blitii*). In letzterem Falle kopuliert je ein Spermakern mit einem Eikern (phylogenetischer Rest der Gametenkopulation!). Die Fälle mit zahlreichen Kernen in der Eizelle sind mit jenen, in denen die Eizelle einkernig ist, durch zahlreiche bemerkenswerte Übergänge verbunden²⁷⁾. (Vgl. Abb. 120.) Das Periplasma bildet die Skulpturen der Oosporen-Membran.

²⁷⁾ Vgl. Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., I., S. 162.

1. Familie. *Pythiaceae*. Den *Saprolegniaceae* nahestehend. Sexualorgane außerhalb des Substrates gebildet. Zoosporen aus Sporangien oder aus diesen ähnlichen Konidien entstehend.

Pythium de Baryanum auf Keimpflanzen, Moosen, Prothallien usw., in Saatbeeten oft äußerst schädlich.

2. Familie. *Albuginaceae*. (Abb. 119.) Sexualorgane im Substrat gebildet. Konidienträger sehr kurz; Konidien in Reihen stehend.

Albugo (= *Cystopus*). Konidienlager weiße Überzüge auf den befallenen Pflanzenteilen bildend. *A. candida* (Abb. 119) ungemein häufig auf Cruciferen, besonders *Capsella* („weißer Rost“), *A. Tragopogonis* auf Compositen usw.

3. Familie. *Peronosporaceae*. (Abb. 117.) Sexualorgane im Substrat gebildet. Konidienträger fädig, verlängert, meist verzweigt; Konidien einzeln.

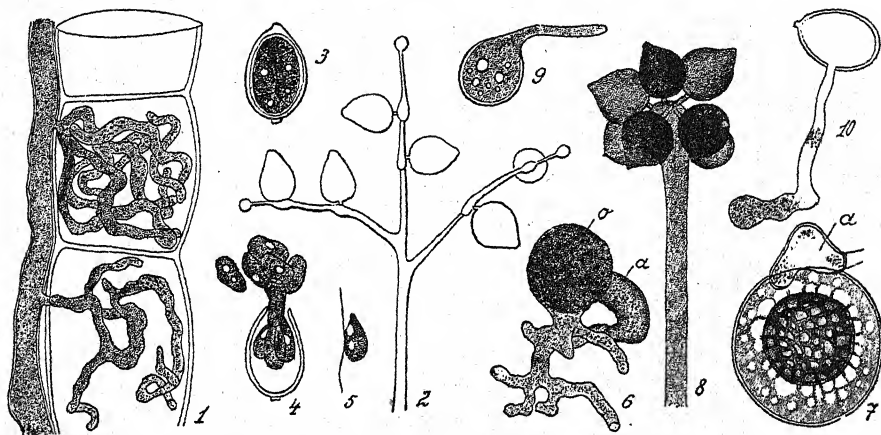


Abb. 117. *Peronosporaceae*. — Fig. 1. Mycelfaden mit Haustorien von *Peronospora calotheca*; 390fach vergr. — Fig. 2. Konidienträger von *Phytophthora infestans*; 200fach vergr. — Fig. 3–5. Zoosporenbildung davon; 390fach vergr. — Fig. 6. Oogonium *o* und Antheridium *a*; Fig. 7. Oospore von *Peronospora Alsinearum*; 390fach vergr. — Fig. 8. Konidienträger von *Basidiophora entospora*; 200fach vergr. — Fig. 9. Keimende Spore von *Bremia Lactucae*, Fig. 10 von *Peronospora leptosporina*; 300fach vergr. — Fig. 1–7, 9, 10 nach De Bary, 8 nach Cornu.

Häufige Parasiten auf höheren Pflanzen und vielfach verheerende Erkrankungen derselben hervorruhend. — *Phytophthora* (Abb. 117, Fig. 2–6), Konidien bei der Keimung Zoosporen bildend, Konidienträger bis zur Bildung der ersten Konidie einfach, dann erst weiterwachsend. *Ph. infestans*, Ursache der „Kartoffel-Krautfäule“ und einer Knollenfäule an *Solanum tuberosum*, auch auf *S. Lycopersicum*: Die Erkrankung zeigt sich insbesondere an den Blättern, auf denen die Konidienträger Schimmelüberzüge bilden. Frühes Absterben und Vertrocknen der oberirdischen Teile, Unterbleiben der Knollenbildung bei der Kartoffel oder Absterben, bezw. Fäulnis der bereits gebildeten Knollen sind die Folgen der Erkrankung. Die Krankheit wurde erst 1845 in Mitteleuropa eingeschleppt, verursachte bis 1850 vielfach schwere Schäden und hält sich seither konstant, bald hier, bald dort in höherem oder geringerem Maße die Ernte beeinträchtigend. Bekämpfung durch Bespritzen der Pflanzen mit Kupferkalkbrühe²⁸⁾ oder ähnlichen Kupferpräparaten. *Ph. Cactorum* auf Sukkulenten und Keimpflanzen. — *Plasmopara*. Konidien bei der

²⁸⁾ 2 kg Kupfervitriol und 1 (– 1½) kg gebr. Kalk auf 100 l Wasser.

Keimung Zoosporen bildend; Konidienträger von Anfang an verzweigt. *P. nivea*, sehr verbreitet auf Umbelliferen. *P. viticola* auf dem Weinstocke. Aus Nordamerika 1878 nach Europa verschleppt und hier jetzt auf Weinreben vielfach schädigend auftretend („falscher Mehltau“ oder „Peronosporakrankheit“). Bekämpfung durch Bespritzen des Laubes mit Kupferpräparaten, z. B. Kupferkalkbrühe. — *Pseudoperonospora cubensis* auf Cucurbitaceen. — *Bremia* (Abb. 117, Fig. 9) Konidienträger am Ende der Äste schalenartig verbreitert. *B. Lactucae* auf Compositen, so auch auf den kultivierten *Lactuca*, *Cynara*-, *Cineraria*-Arten. — *Peronospora* (Abbildung 117, Fig. 1, 7, 10). Konidien direkt Keimschläuche treibend. Zahlreiche Arten auf den verschiedensten Nährpflanzen: *P. Viciae* auf *Vicia*-Arten, *Pisum* und anderen Papilionaceen, *P. parasitica* auf Cruciferen, oft mit *Albugo*, *P. Trifoliorum* auf Kleearten, *P. effusa* auf *Chenopodium* und *Spinacia*, *P. Schleideni* auf *Allium*, *P. sparsa* auf *Rosa*, *P. Schachtii* auf Futter- und Zuckerrüben usw.

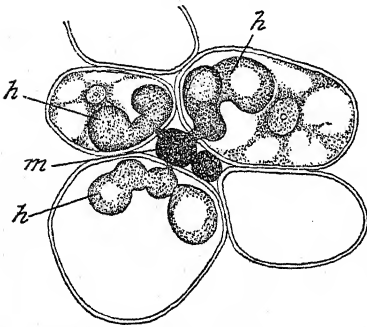


Abb. 118. Mycelast (*m*) von *Peronospora Corydalis* im Gewebe des Blattes von *Corydalis pumila*, in das Innere der Zellen desselben Haustorien (*h*) treibend; der Mycelast *m* ist quer durchschnitten; stark vergr. — Original.

4. Ordnung. *Zygomycetes*²⁹⁾.

Vegetatives Mycelium kräftig entwickelt, meist einzellig, vielkernig, später oft mehrzellig. Membran aus Chitin bestehend. Vegetative Fortpflanzung nie durch Zoosporen, sondern durch un-

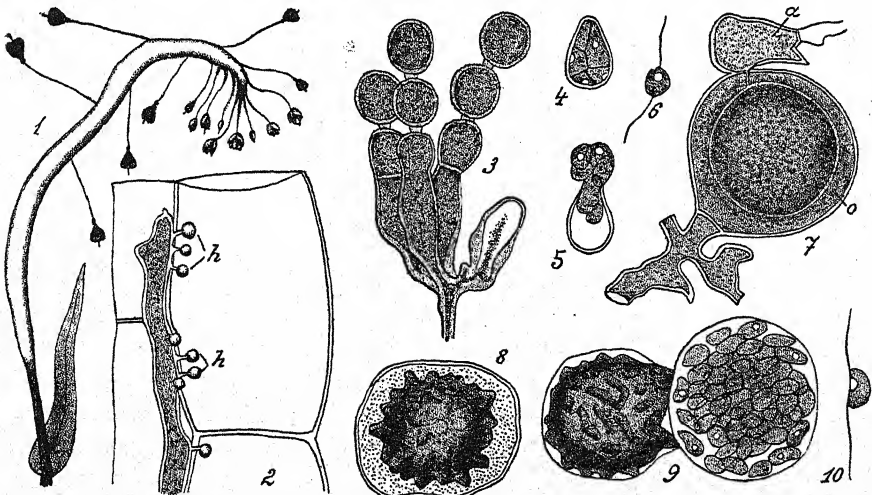


Abb. 119. *Albugo candida*. — Fig. 1. Infloreszenz von *Capsella* vom Pilze befallen; nat. Gr. — Fig. 2. Mycelfaden mit Haustorien *h*; 390fach vergr. — Fig. 3. Konidienträger; 400fach vergr. — Fig. 4 u. 5. Zoosporenbildung; 400fach vergr. — Fig. 6. Zoospore; 400fach vergr. — Fig. 7. Oogonium *o* und Antheridium *a*. — Fig. 8. Oospore. — Fig. 9. Keimende Oospore (Zoosporenbildung). — Fig. 10. Zoospore. — Fig. 7–10 400fach vergr. — Fig. 1 Original, 2–10 nach De Bary.

²⁹⁾ Thaxter R., The Entomophthor. in Unit. Stat. Mem. Boston, soc. nat. hist., 1888. — Fischer E., *Phycomycetes* in Rabenh. Kryptog.-Fl., 2. Aufl., I, 4, 1892.

bewegliche, in Sporangien entstehende Sporen oder durch Konidien, daneben manchmal durch Chlamydosporen, Oidien oder Sproßzellen. Sexuelle Fortpflanzung durch Kopulation morphologisch gleichwertiger Organe. — Saprophyten oder Parasiten.

Die kopulierenden Äste sind zweifellos phylogenetisch auf Gametangien zurückzuführen, deren Gameten die Selbständigkeit eingebüßt haben. Ebenso repräsentieren die Sporangien phylogenetisch Zoosporangien. Diese Veränderungen sind mit der Anpassung an das Landleben unschwer in Einklang zu bringen. Wenn nun die Zoosporangien die Fähigkeit der Ausbildung beweglicher Zoosporen einbüßen, so kann entweder jede einer

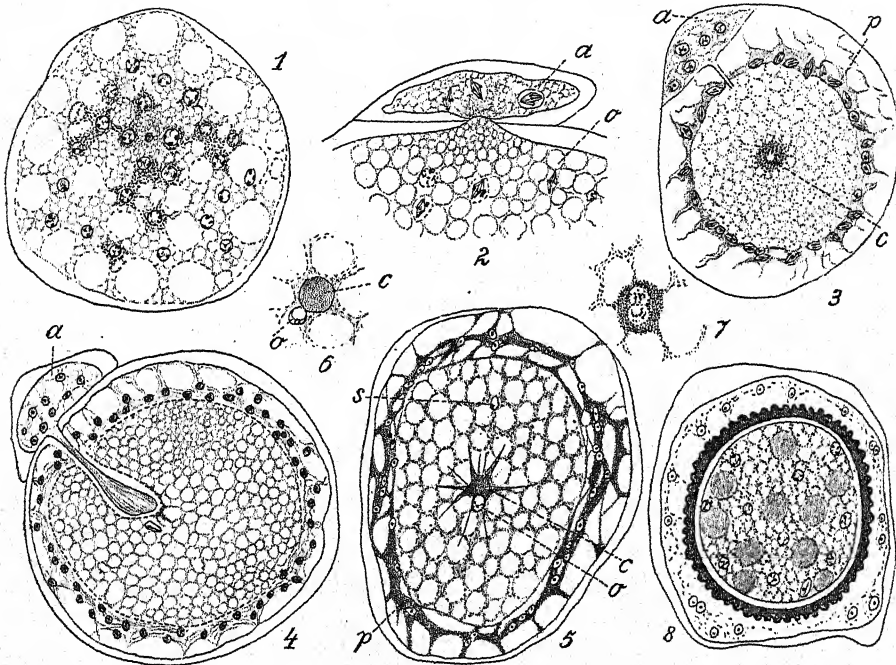


Abb. 120. *Albuginaceae*. — Befruchtungsvorgang von *Albugo Lepigoni*. — Fig. 1. Junges Oogonium. — Fig. 2. Antheridium, sich dem Oogonium *o* anlegend. — Fig. 3. Oogonium mit Periplasma *p*, Cönozentrum *c* und Antheridium *a*. — Fig. 4. Das Antheridium *a* hat den Befruchtungsschlauch getrieben, aus dem der Spermakern austrat. — Fig. 5. Oogonium unmittelbar vor der Befruchtung, *o* Eikern, *s* Spermakern, *c u. p* wie in Fig. 3. — Fig. 6. Der Eikern *o* am Cönozentrum *c*. — Fig. 7. Die beiden Sexualkerne im Cönozentrum. — Fig. 8. Oospore im Oogonium. — Stark vergr. — Nach Ruhland.

Zoospore entsprechende Zelle zu einer Spore werden, dann finden sich Sporangien mit unbeweglichen Endosporen, oder das ganze Zoosporangium wird zu einer Fortpflanzungszelle, dann entsteht das, was man eine Konidie nennt. Beide Wege wurden bei den Zygomyceten eingeschlagen.

Es gibt *Mucoraceae*, bei denen die Kopulationsäste demselben Mycelium entspringen (homothallisch) und solche, bei denen diese von verschiedenen Mycelien ausgehen („+ und – Mycelien“, heterothallisch). Parthenogenese kommt vor; ebenso Andeutung morphologischer Verschiedenheit der Kopulationsäste.

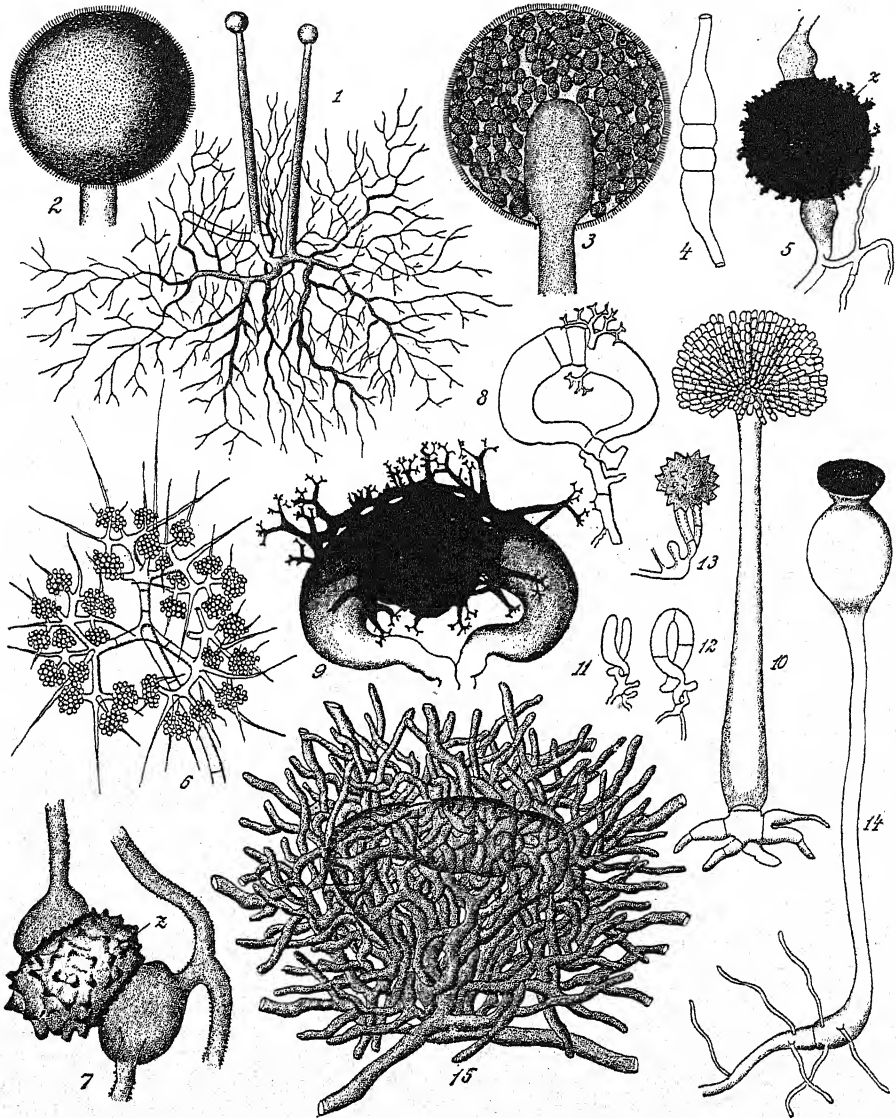


Abb. 121. *Zygomycetes*. — Fig. 1–5. *Mucor Mucedo*. Fig. 1 Mycel und junge Sporangien; Fig. 2 reifes Sporangium; Fig. 3 ein solches im optischen Durchschnitt; Fig. 4 Kopulation; Fig. 5 Zygote (z); Fig. 1 25fach, Fig. 2 u. 3 zirka 100fach, Fig. 4 80fach, Fig. 5 stärker vergr. — Fig. 6 u. 7. *Chaetocladium Jonesii*. Fig. 6 Konidienträger, 150fach vergr.; Fig. 7 Kopulation, 450fach vergr. — Fig. 8 u. 9. Kopulation und Zygotenbildung von *Phycomyces nitens*; 50fach vergr. — Fig. 10. Konidienträger von *Syncephalis intermedia*; 100fach vergr. — Fig. 11–13. Kopulation und Zygotenbildung von *S. cornu*; 300fach vergr. — Fig. 14. Sporangiumträger von *Pilobolus crystallinus*; 30fach vergr. — Fig. 15. Kopulation von *Mortierella Rostafinskii*; 300fach vergr. — Fig. 1–7, 14, 15 nach Brefeld, 8–13 nach Van Tieghem.

1. Familie. *Mucoraceae*. (Abb. 121, Fig. 1—5, 8, 9, 14, 15.) Vegetative Fortpflanzung durch Sporangien mit endogenen Sporen, daneben Chlamydosporen, Oidien u. dgl., nur selten Konidienbildung. Mycelium oft mit Differenzierung in Ernährungs- und Fortpflanzungsmycel.

Viele Arten gehören zu den häufigsten „Schimmelpilzen“, welche in organischen Substanzen Fäulnis veranlassen können, so insbesondere auf Mist *Mucor Mucedo* (Abb. 121, Fig. 1—5), auf Brot und Früchten *M. racemosus* und *M. stolonifer*. Die meisten *Mucor*-Arten („Köpfchenschimmel“) bilden in Flüssigkeiten keine Mycelien, sondern Sprosskolonien (*Mucor*-Hefe). Dieselben können u. a. in zuckerhaltigen Flüssigkeiten alkoholische Gärungen hervorrufen. Im Innern des menschlichen und tierischen Körpers können *Mucor*-Arten Erkrankungen (*Mucor*-Mykosen) verursachen. — *Sporodinia Aspergillus* auf faulenden Hutpilzen. — *Pilobolus*-Arten, besonders *P. crystallinus* (Abb. 121, Fig. 14), auf tierischen Exkrementen, gliedern die Sporangien durch Turgordruck der Trägerzelle ab, um sie schließlich unter Entleerung der Trägerzelle abzuschleudern. — *Thamnidium* mit zweierlei Sporangien, großen vielsporigen und kleinen wenig- bis einsporigen (Sporangiolen; bemerkenswerte Annäherung an die Konidienbildung). — *Mortierella* mit umhüllten Zygosporien (Abb. 121, Fig. 15) wird auch als Repräsentant einer eigenen Familie (*Mortierellaceae*) betrachtet.

Den Übergang von der Familie der Mucoraceen zu den folgenden vermittelt die kleine, noch wenig bekannte Familie der (2.) *Choanephoraceae* mit Sporangien und Konidienträgern.

Choanephora infundibuliformis auf *Hibiscus*-Blüten.

3. Familie. *Chaetocladiaceae*. Vegetative Fortpflanzung bloß durch Konidien. Diese in großer Zahl an verzweigten Trägern, aber nicht in Ketten.

Chaetocladium Jonesii und *Ch. Brefeldii* parasitisch auf *Mucor*-Arten (Abb. 121, Fig. 6 und 7).

4. Familie. *Piptocephalidaceae*. Vegetative Fortpflanzung bloß durch Konidien, diese in Ketten.

Piptocephalis Freseniana, mit verzweigten Konidienträgern, auf den Mycelien von Mucoraceen. — *Syncephalis*-Arten, mit unverzweigten Konidienträgern, auf Mist, Hutpilzen etc. (Abb. 121, Fig. 10—13).

5. Familie. *Entomophthoraceae*. (Abb. 122.) Vegetative Fortpflanzung bloß durch Konidien. Diese einzeln am Ende unverzweigter Trägerzellen. Die Zygote entsteht nicht direkt aus den Gameten, sondern einer derselben treibt eine seitliche Aussackung, die zur Zygote wird.

Meist parasitisch auf Insekten, so *Empusa Muscae* auf der Stubenfliege, die in Mitteleuropa besonders im Herbst häufig epidemisch auftretende „Fliegenkrankheit“ hervorruft; *E. Aulicae* auf Raupen; *E. sepulchralis* in Nordamerika auf *Tipula*. — *Entomophthora sphaerosperma* (Abb. 122, Fig. 1—6) auf Raupen. — *Completozia complens* auf Farnprothallien.

6. Familie. *Endogonaceae*³⁰⁾. Auf oder in dem Boden kleine, fruchtkörperähnliche Gebilde erzeugend. Kopulation ungleicher Gameten, von denen nach der Befruchtung die größere eine Aussackung bildet, in welcher die Zygote entsteht. Zygote von Hyphengeflechten umgeben.

Endogone.

³⁰⁾ Bucholtz F. Neue Beitr. z. Morphol. u. Cytologie d. unterird. Pilze, I. Arb. aus d. naturh. Mus. in Michailowskoje, IX., 1911.

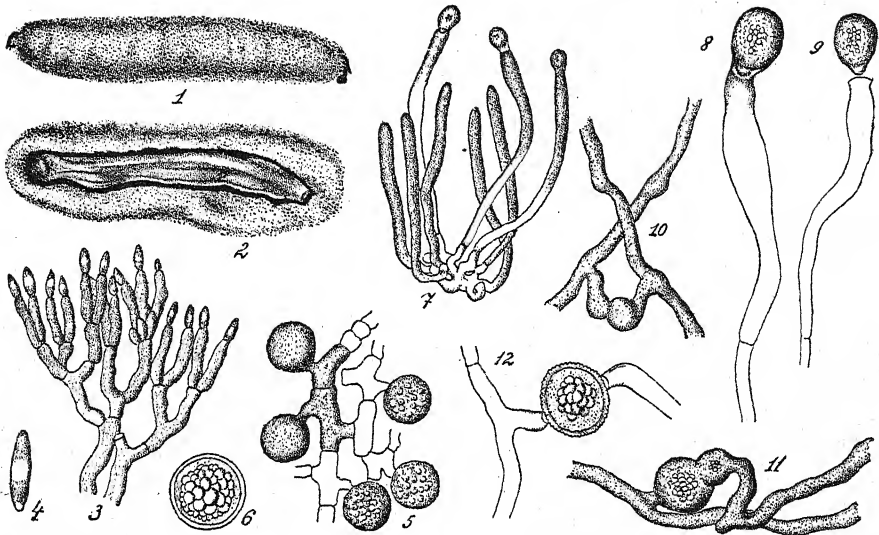


Abb. 122. *Entomophthoraceae*. — Fig. 1–6. *Entomophthora sphaerosperma*. Fig. 1 Kohlweißlingraupe vom Pilze umhüllt; Fig. 2 nach dem Aufschneiden der Hülle, nat. Gr.; Fig. 3 Konidienträger, 300fach vergr.; Fig. 4 Konidie, 600fach vergr.; Fig. 5 Myceläste mit Dauersporen, 350fach vergr.; Fig. 6 Dauerspore, 600fach vergr. — Fig. 7–12. *Conidiobolus utriculosus*. Fig. 7 Konidienträger, 80fach vergr.; Fig. 8 u. 9 stärker vergr., die Konidie abwerfend; Fig. 10–12 Kopulation und Zygotenbildung, 150fach vergr. — Nach Brefeld.

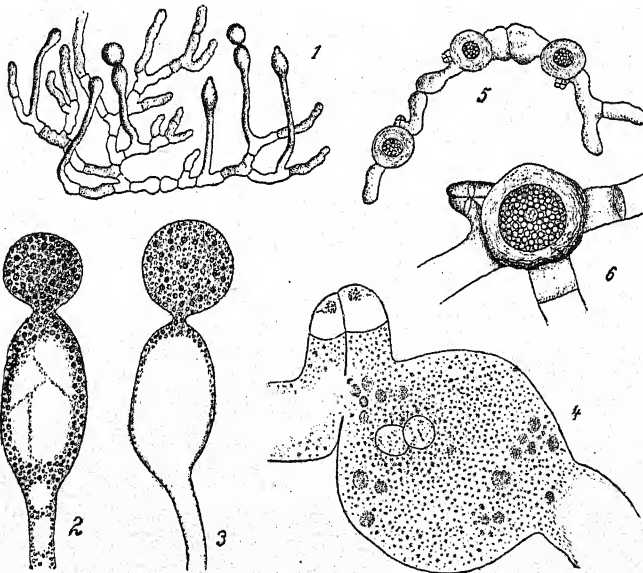


Abb. 123. *Basidiobolaceae*. — *Basidiobolus ranarum*. — Fig. 1 Habitus des Konidien bildenden Pilzes. — Fig. 2 u. 3. Konidienbildung. — Fig. 4. Befruchtungsvorgang. — Fig. 5. Faden mit mehreren Zyoten. — Fig. 6. Zygote. — Stark vergr. — Fig. 1–3, 5 u. 6 nach Eidam, Fig. 4 nach Fairshield.

7. Familie. *Basidiobolaceae*³¹⁾. (Abb. 123.) Zellen einkernig. Gameten eine steril bleibende Endzelle bildend, sich parallel aneinanderlegend. Zygote in einer sich stark vergrößernden Gamete entstehend.

Basidiobolus ranarum auf Froschexkrementen.

2. Unterklasse. Ascomycetes, Schlauchpilze.

Mycelium (mit wenigen Ausnahmen) üppig entwickelt und vielzellig, meist mit Spitzenwachstum; Zellen einkernig oder mehrkernig. Zellmembran aus Chitin bestehend. Die charakteristische Art der Fortpflanzung ist die durch endogene Sporen (Askosporen), welche in einer besonderen Art von Sporangien (Schläuche, Asci) gebildet werden. Die Zahl der Sporen in einem Schlauche ist bei den meisten Formen eine bestimmte, nämlich eine Potenz von zwei (4, 8 etc.) am häufigsten 8. Die Schläuche entstehen direkt aus einer befruchteten Zelle oder aus einem Zellkomplexe (askogene Hyphen), der aus einem befruchteten Oogonium (Askogonium) hervorgegangen ist, oder ohne Befruchtung aus Oogonien oder askogenen Hyphen (Apogamie). Die Schläuche stehen nur selten isoliert, am häufigsten werden sie in „Fruchtkörpern“ gebildet und setzen mehr oder minder ausgedehnte „Fruchtschichten“ (Hymenium) zusammen. Diese enthalten außer den Schläuchen zumeist sterile Hyphenenden (Paraphysen), welchen verschiedene biologische Funktionen (Schutz der Schläuche, Entleerung derselben etc.) zukommen (Fig. 124). Neben der Fortpflanzung durch Askosporen kommt zumeist auch eine Fortpflanzung durch Konidien vor, die sogar manchmal recht auffallend hervortritt³²⁾; überdies finden sich Chlamy-

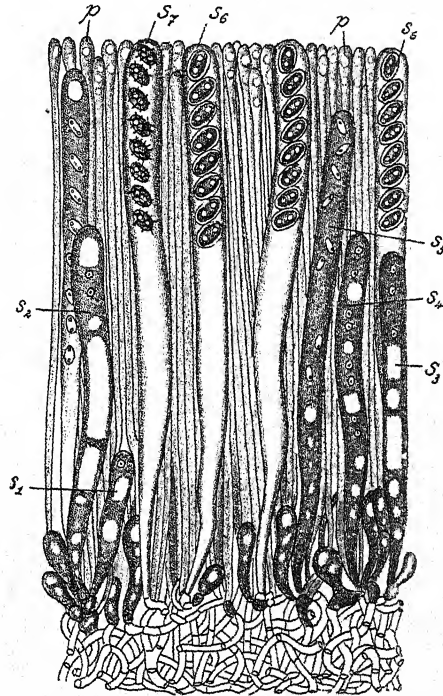


Abb. 124. Stück aus dem Hymenium einer *Peziza*. S_1 – S_7 aufeinanderfolgende Stadien der Ascus-, respektive Sporenbildung; p Paraphysen; die Zahl der Sporen im reifen Ascus (S_7) beträgt acht; die kugeligen Körper in den jungen Schläuchen (S_1 – S_4 oder S_5) sind Kerne, die großen weißen Flecke sind Vakuolen; stark vergr. — Nach Dodel-Port.

³¹⁾ Eidam E., *Basidiobolus*, eine neue Gattung d. *Entomophth.* Beitr. z. Biol. d. Pfl., IV. Bd., 1887. — Fairshild D. G., Üb. Kernteil u. Befr. v. *Bas.* Jahrb. f. wiss. Bot., XXX. Bd., 1897. — Raciborski M., Üb. d. Einfl. auß. Beding. auf d. Wachstumsweise v. *Bas.* Flora, 82. Bd., 1896.

³²⁾ Klebahn H., Haupt- und Nebenfruchtformen der Askom. Berlin, 1919.

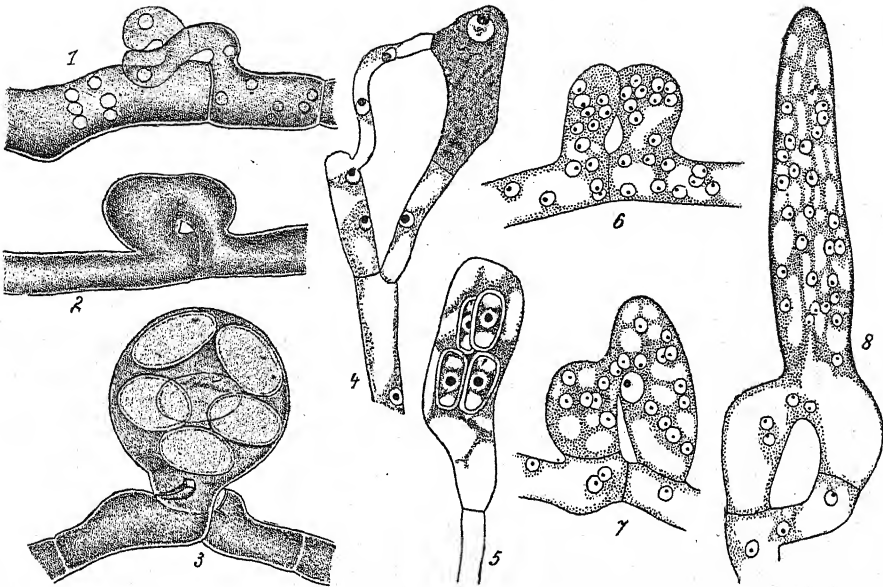


Abb. 125. Befruchtungsvorgänge und Askusbildung bei Ascomyceten. — Fig. 1–3. *Eremascus fertilis*. — Fig. 4 u. 5. *Endomyces Magnusii*. — Fig. 6–8. *Dipodascus albidus*. — Stark vergr. — Fig. 1–3 nach Stoppel, 4 u. 5 nach Guilliermond, 6–8 nach Juel.

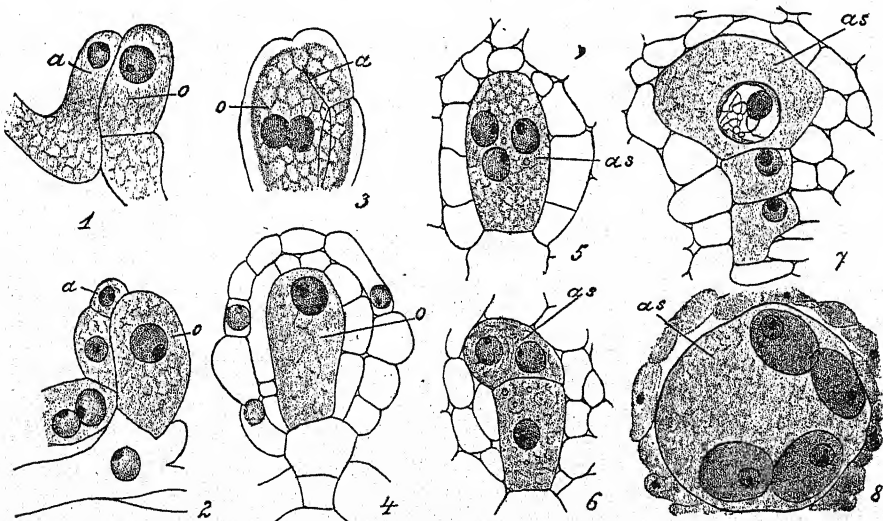


Abb. 126. Befruchtungsvorgang von *Sphaerotheca Castagnei* (*Perisporiales*); stark vergr. — Fig. 1. Anlage des Askogons *o* und des Antheridiums *a*. — Fig. 2. Abgliederung der Antheridialzelle. — Fig. 3. Befruchtungsakt. — Fig. 4. Befruchtetes Askogon mit Hüllfäden. — Fig. 5–8. Weiterentwicklung des Ascus *as* aus dem Askogon; in Fig. 6 ist die Ascusanlage 2kernig; in Fig. 7 erscheinen die beiden Kerne verschmolzen. — Stark vergr. — Nach Harper.

dosporen und Sproßformen; Zoosporen fehlen. — Nur wenige Formen sind Wasserbewohner, die meisten Saprophyten.

Sexuelle Vorgänge sind bei vielen Ascomyceten nachgewiesen worden, daneben gibt es sicher Formen, bei welchen Apogamie eingetreten, der Befruchtungsakt also ausgefallen ist. Die Befruchtungsvorgänge gehören drei verschiedenen Typen an. Bei dem ersten Typus findet sich Kopulation gleichgestalteter oder verschiedener (Askogonien und Antheridien) Myceläste oder Zellen, das Kopulationsprodukt oder die befruchtete Askogonzelle wird direkt zum Schlauche (Abb. 125). Bei dem zweiten Typus entstehen aus dem befruchteten Askogon „askogene Hyphen“, an denen die Schläuche entstehen (Abb. 126–128). Bei dem dritten Typus enden die Askogonien in lange, haarartige Ver-

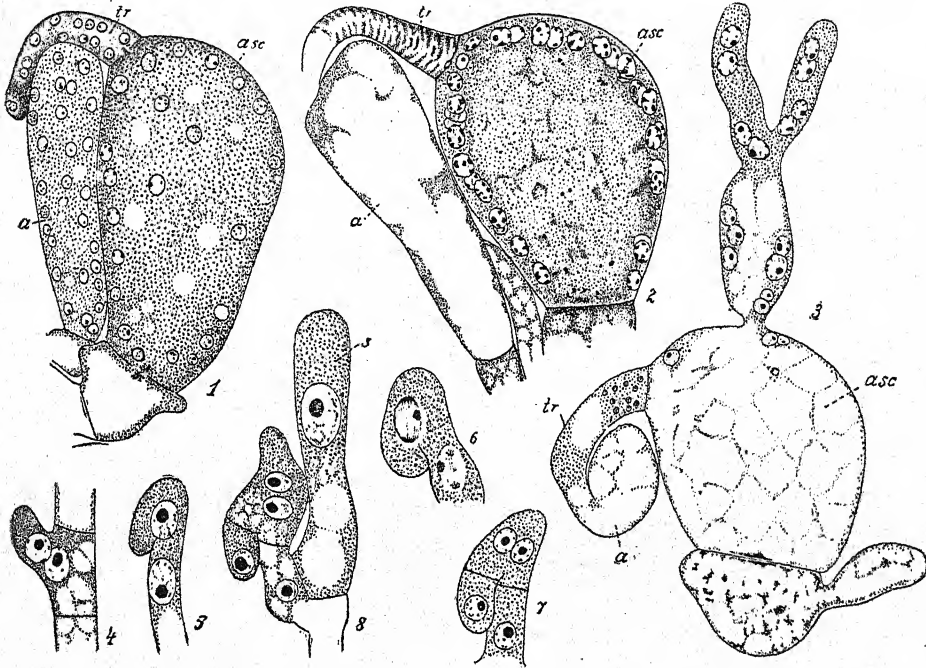


Abb. 127. Befruchtungsvorgang und Ascusbildung von *Pyronema omphalodes*. asc Askogon, tr Trichogyn, a Antheridium; in Fig. 3 Austreiben der askogenen Hyphe; 4–8 Hakenbildung der askogenen Hyphe; s Ascusanlage. — Stark vergr. — Nach Claussen.

längerungen, Trichogyne, welche entweder über den Thallus hinausragen und dort durch in Spermogonien gebildete Spermarien befruchtet werden oder innerhalb des Thallus mit den Antheridien zusammentreffen (Abb. 129). Die Schlauchbildung erfolgt wie bei Typus II.

Bei einer Reihe von Ascomyceten ist endlich beobachtet worden, daß Antheridien überhaupt fehlen oder mit den Askogonien nicht in Berührung kommen, daß aber trotzdem aus den Askogonien die askogenen Hyphen hervorgehen (Apogamie, z. B. *Ascobolus furfureus*, *Lachnea* u. a.).

Allen Ascomyceten, bei denen der Ascus nicht direkt aus dem befruchteten Askogon entsteht, ist, soweit die bisherigen Untersuchungen dies feststellen lassen, gemeinsam, daß der Ascus aus einem hakenförmig gekrümmten Teile einer askogenen Hyphe entsteht,

welcher zweikernig ist (Abb. 127, Fig. 4 bis 8); erst durch Vereinigung dieser beiden Kerne entsteht der Schlauchkern, dessen Teilung dann die Sporenkerne liefert³³⁾.

Bei den *Eusci* mit typisch einkernigen Zellen sind alle Zellen des vegetativen Myceliums und des vegetativen Teiles des Fruchtkörpers einkernig, die Zellen der askogenen Hyphen zweikernig. Dies ist der Ausdruck eines antithetischen Generationswechsels. Die askogenen Hyphen repräsentieren eine kleine asexuelle Generation, die allerdings in innigstem Verbande mit der sexuellen (bei den apogamen Formen wenigstens phylogenetisch sexuellen) Generation steht (vgl. auch S. 176). Dem Gametophyten gehören mithin die vegetativen Teile und die nicht aus den askogenen Hyphen hervorgegangenen Teile des Fruchtkörpers (Wand, Paraphysen etc.) an, dem Sporophyten die askogenen Hyphen und die Schläuche. Die Reduktionsteilung erfolgt im Ascus bei der Sporenbildung.

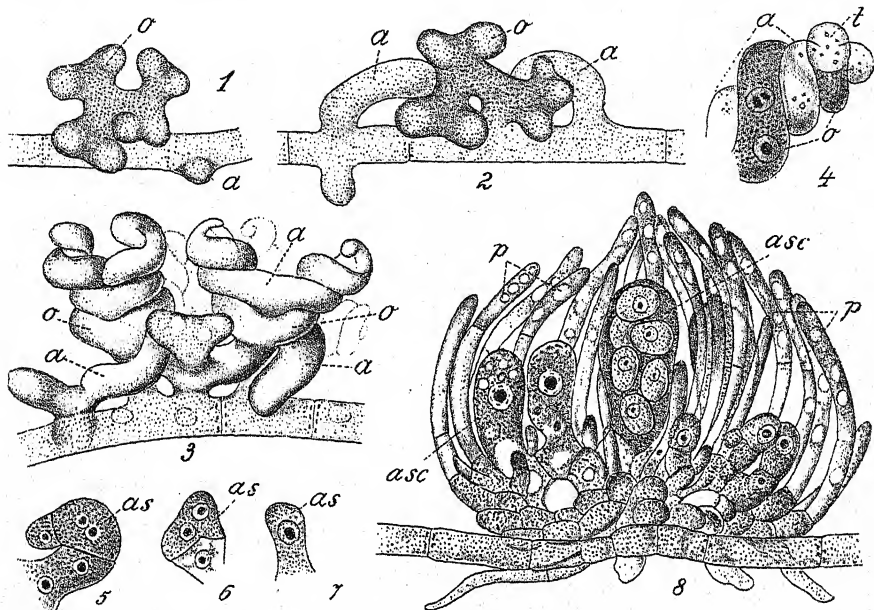


Abb. 128. Befruchtungsvorgang und Ascusbildung von *Ascodesmis nigricans* (Pezizineae). — Fig. 1. Anlage eines Oogons *o* und eines Antheridiums *a*. — Fig. 2. Die Antheridienäste *a* legen sich den Oogonästen *o* an. — Fig. 3. Die Antheridienäste *a* umschlingen die Oogonäste *o*. — Fig. 4. Detail aus Fig. 3. Der Oogonast *o* hat ein trichogynartiges Ende *t* ausgebildet. — Fig. 5–7. Entstehung der Ascusanlage *as*. — Fig. 8. Junger Fruchtkörper; *as* Asci, *p* Paraphysen. — Stark vergr. — Nach Claussen.

³³⁾ Über die Befruchtungsvorgänge der Ascomyceten vgl. Lotsy J. P., Vortr. über bot. Stammesgesch., I., 1907, und die dort befindliche Literaturzusammenstellung. — Ferner: Guilliermond A., La quest. d. l. sex. chez l. Asc. et les rec. trav. (1896–1906). Rev. gen. de bot., XX., 1908, die auf S. 175 zitierte Abhandlung von Vuillemin, endlich: Fraser H. C. J. und Welsford E. J., Furth contrib. to the cytol. of the Ascom. Ann. of Bot., XXII., 1908. — Claussen P., Zur Entw.-Gesch. d. Ascom. *Pyronema confluens*. Zeitschr. f. Bot., IV., 1912. — Nienburg W., Zur Entw.-Gesch. d. *Polystigma rubr.* Zeitschr. f. Bot., VI., 1914. — Dodge B. O., Meth. of cult. and the-morphol. of the archic. in Ascobol. Mem. Torrey bot. Club, XXXIX., 1912. — Fraser H. C. J., The developm. of the asc. in *Lachnea*. Ann. of Bot., XXVII., 1913. — Fitzpatrick H. M., Sexuality in *Rhizina*. Bot. Gaz., LXV., 1918. — Duff G. H., The developm. of the *Geoglossaceae*. Bot. Gaz., LXIX., 1920. — Killian Ch., Sur le developpement d. *Dothid. Ulmi*. Rev. gen. de Bot., 1920. — Mac Cubin, The developm. of *Helvellaceae*. Bot. Gaz., LXIX., 1920.

Die drei so auffallend verschiedenen Arten des Befruchtungsvorganges könnten den Gedanken nahelegen, daß die Ascomyceten Pilze ganz verschiedener Herkunft umfassen. Der Befruchtungsvorgang nach Typus I erinnert zweifellos an die Phycomyceten, die *Protoasci* stellen geradezu einen Übergang zu diesen dar; Typus II läßt sich unschwer mit Typus I in Verbindung bringen, er ist im wesentlichen durch eine Weiterentwicklung der diploiden

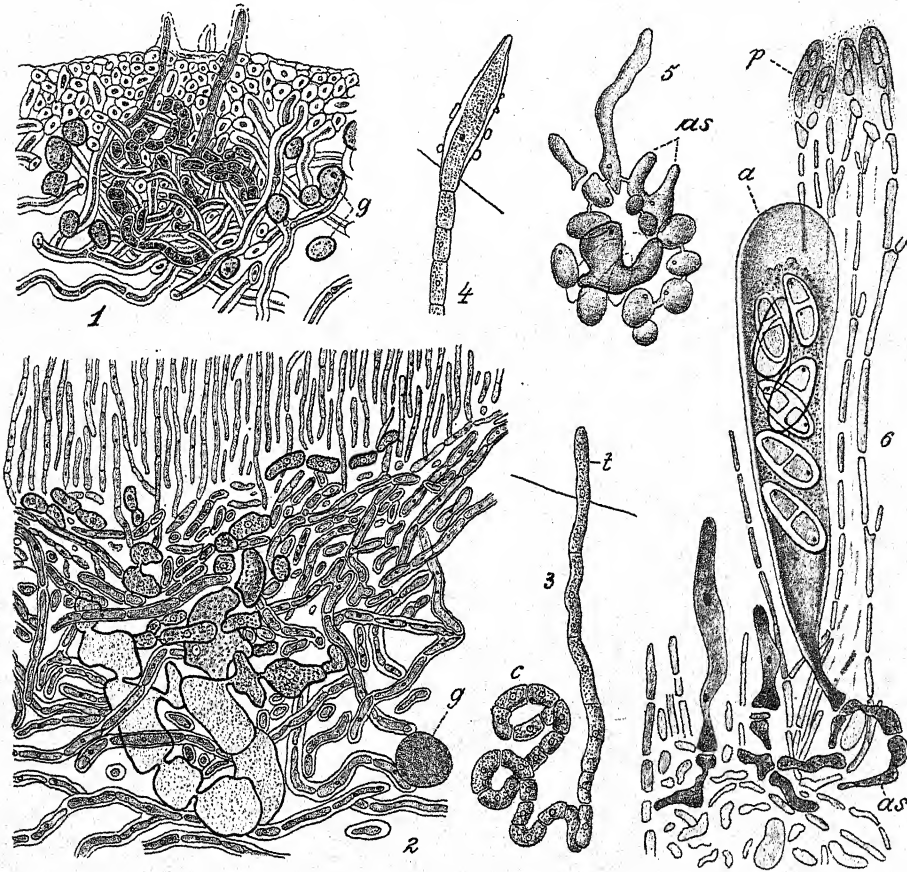


Abb. 129. Befruchtungsvorgang und Ascusbildung bei einigen Flechtenpilzen³⁴⁾. — Fig. 1. Askogoniengruppe mit herausragenden Trichogynen von *Parmelia acetabulum*. — Fig. 2 und 3. *Anaptychia ciliaris*; Fig. 2 askogene Hyphen inmitten sterilen Gewebes; Fig. 3 Askogon (c) mit Trichogyn (t). — Fig. 4. Trichogynende von *Collema crispum*. — Fig. 5 u. 6. *Physcia pulverulenta*. Fig. 5. Austreiben der askogenen Hyphen as; Fig. 6 Entstehung eines Schlauches a aus den askogenen Hyphen as inmitten sterilen Gewebes mit Paraphysenbildung p. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1–4 nach Baur, 5–6 nach Darbishire.

Phase charakterisiert, die schon bei Typus I durch die befruchtete Eizelle repräsentiert ist. Typus III erscheint im ersten Moment als etwas ganz fremdartiges, doch mehrten sich Beobachtungen, welche auch diesen Typus mit Typus II verbinden lassen.

³⁴⁾ Obwohl zu der Besprechung der Flechten gehörig, wurde diese Abbildung hierher gesetzt, weil sie ebensogut den Befruchtungsvorgang der Ascomyceten vom Typus III illustriert.

Die Ähnlichkeit der Befruchtungsvorgänge bei Typus III mit denen der Rhodophyten hat vielfach zu dem Versuche geführt, genetische Beziehungen der Pilze zu diesen herzustellen oder — da sich die Ähnlichkeiten der Befruchtungstypen I und II mit denen der Phykomyceten nicht in Abrede stellen läßt — eine verschiedene Herkunft der Ascomyceten anzunehmen.

Doch läßt sich eine solche Zweiteilung der Ascomyceten — derzeit wenigstens — nicht durchführen; abgesehen davon, daß noch viel zu wenig Formen in bezug auf den Befruchtungsvorgang untersucht sind, widerspricht auch einer solchen Trennung die große Übereinstimmung im gesamten Bau, ja selbst in einzelnen Details, wie in der erwähnten Bildungsweise der Schläuche³⁵⁾. Am ehesten ließe sich eine andere Herkunft heute schon für die *Laboulbeniales* annehmen, die unter den Ascomyceten ziemlich isoliert stehen und

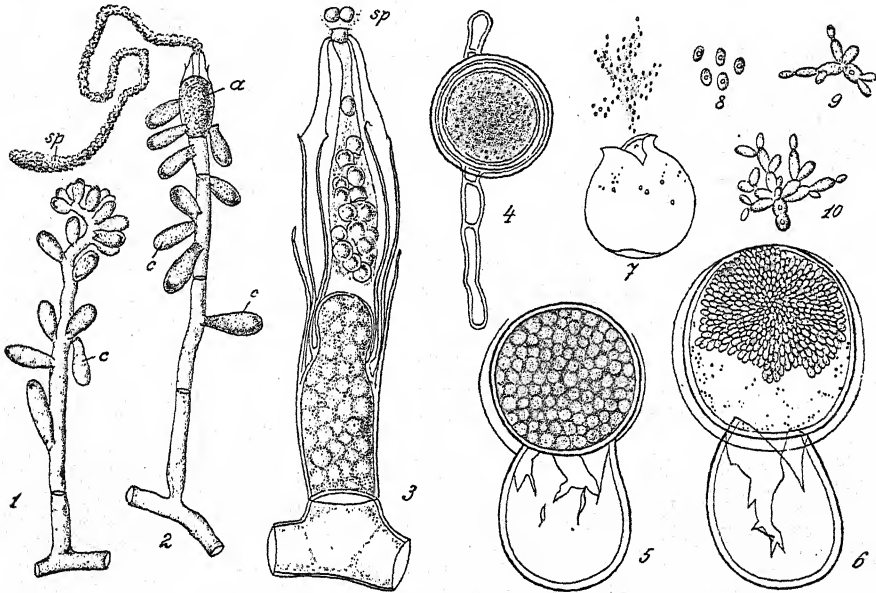


Abb. 130. *Endomycetaceae*. — Fig. 1–3. *Ascoidea rubescens*. Fig. 1 Konidienträger; Fig. 2 Sporangium *a* am Ende eines Konidienträgers, *c* Konidien, *sp* Sporen in eine körnige Masse eingebettet, 60fach vergr.; Fig. 3 Sporangium, 570fach vergr. — Fig. 4–7. *Protomyces macrosporus*. Fig. 4 Mycel mit reifem „Ascus“; Fig. 5 u. 6 „Schläuche“ mit heraustretenden Sporenballen, 390fach vergr.; Fig. 7 Sporenentleerung, 200fach vergr. — Fig. 8–10. Sporen und Sproßkolonien von *P. pachydermus*; 320fach vergr. — Fig. 1–3, 9, 10 nach Brefeld, 4–8 nach De Bary.

stark an gewisse Rhodophyten erinnern. Jedenfalls dürften die Befruchtungsvorgänge bei der Systematik der Ascomyceten in der Zukunft eine immer größere Bedeutung erlangen.

Nicht unerwähnt darf bleiben, daß eine von der auch hier vertretenen Auffassung abweichende von Dangeard³⁶⁾ begründet wurde, der die Sexualität der Ascomyceten abspricht.

³⁵⁾ Über die Möglichkeit, zwischen den beiden Typen Beziehungen herzustellen, vgl. Killian K., Üb. d. Sexual. v. *Venturia*. Zeitschr. f. Bot., IX., 1917. — Bachmann Fr., A new type of spermagon. and fertil. in *Collema*. Ann. of Bot., XXVI., 1912; in dieser Abhandlung wird Bildung von Spermatien und Befruchtung innerhalb des Thallus beschrieben. — Vgl. auch Atkinson P. F., Phylog. and relationship in the Ascom. Ann. Miss. Bot. Gard., II., 1915. — Killian Ch., La sexual. des Ascom. Bull. biolog., LIV., 1921.

³⁶⁾ Vgl. Dangeard P. A., La reprod. sex. envis. d. s. nat., dans son orig. et dans ses consequ. Le Botaniste, XIII., 1915.

1. Gruppe. **Protoasci**. Fädiges Mycelium vorhanden oder fehlend, keine Fruchtkörperbildung. Befruchtungsvorgang nach Typus I. Schläuche direkt aus dem befruchteten Askogon hervorgehend, keine Hymenien bildend. Kein Generationswechsel, Haplobionten.

1. Familie. **Endomycetaceae**.

Eremascus albus auf verdorbenem Malzextrakt, *E. fertilis* auf eingetrockneten Früchten (Abb. 125, Fig. 1–3). — *Endomyces* (Abb. 125, Fig. 4 u. 5). — *Dipodascus* (Abb. 125, Fig. 6–8) in Wundsäften von Pflanzen.

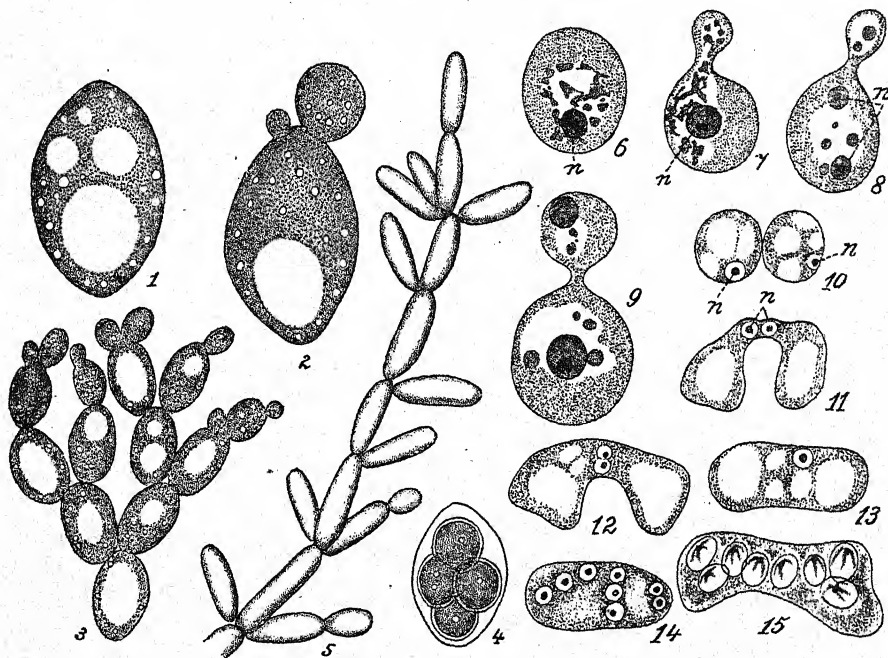


Abb. 131. **Saccharomycetaceae**. — Fig. 1–4. *Saccharomyces cerevisiae* nach nicht tingierten Präparaten. Fig. 1 Einzelzelle; Fig. 2 Zelle mit beginnender Sproßung, 1500fach vergr.; Fig. 3 Sproßkolonie, 1000fach vergr.; Fig. 4 Zelle mit Sporenbildung, 1200fach vergr. — Fig. 5. *S. ellipsoideus*, mycelartiger Verband von Sproßzellen, wie solche in älteren Kahlhäuten sich finden; 1000fach vergr. — Fig. 6–9. Ruhende und sproßende Zellen von *S. cerevisiae* nach tingierten Präparaten, *n* Kerne. — Fig. 10 bis 15. *Schizosaccharomyces octosporus*. Fig. 10 zwei Individuen vor der Kopulation, Fig. 11–13 Kopulationsstadien, Fig. 14 und 15 Sporenbildung, *n* Kerne. — Fig. 1–4 modifiziert nach Luerssen und Rees, Fig. 5 nach Hansen, Fig. 6–15 nach Guilliermond.

Unsicher ist die Stellung von *Ascoidea* (Abb. 130, Fig. 1–3) in Wundsäften von Holzpflanzen und von *Protomyces*³⁷⁾, parasitisch, auf Blütenpflanzen (*P. macrosporus* in Umbelliferen, *P. pachydermus* in *Taraxacum*, vgl. Abb. 130, Fig. 4–10); von beiden sind Sexualvorgänge unbekannt.

2. Familie. **Saccharomycetaceae**³⁸⁾. (Abb. 131.) Ein eigentliches fädiges

³⁷⁾ Büren G., Dieschweiz. Protomycetaceen etc. Beitr. Kryptog.-Flora d. Schweiz, V., 1915.

³⁸⁾ Vgl. Hansen A. in Meddelels. f. Carlsborg Laborat., seit 1881; Grundlin. f. System. d. Saccharomyc. Zentralbl. f. Bakt., II. Abt., XII, 1904. — Jørgensen J., Die Mikro-

Mycelium fehlt. Pflanze einzellig; durch Sprossungen oder Teilungen vermehren sich die Zellen und bilden Sproßkolonien mit abgerundeten Individuen. Unter bestimmten Ernährungsverhältnissen können die Zellen zu Fäden auswachsen und sich zu mycelartigen Bildungen vereinigen. Sporenbildung (1—8 Sporen in jedem Schlauch) in unveränderten Zellen, d. h. ohne Befruchtungsvorgang (Apogamie) oder nach Kopulation zweier gleichgeformter oder wenig verschiedener Zellen.

Viele *Saccharomyces*-Arten sind als „Hefepilze“ von Wichtigkeit; sie sind befähigt, den Prozeß der Alkoholgärung in kohlehydrathaltigen Substanzen zu erregen. Der Prozeß wird eingeleitet durch ein im Plasma gebildetes, lösliches Enzym. Die wichtigsten Hefen sind die Bierhefe, *S. cerevisiae* (Abb. 131, Fig. 1—4, 6—9), und die Weinhefe, *S. ellipsoideus* (Abb. 131, Fig. 5). Erstere ist nur als Kulturpflanze bekannt, letztere kommt auch wild auf Weinbeeren vor. Von beiden Arten gibt es verschiedene Rassen, auf deren spezifische Wirkungen zum Teil die verschiedene Beschaffenheit der erzielten Getränke zurückzuführen ist. Andererseits werden charakteristische Eigentümlichkeiten alkoholischer Getränke auch durch das Zusammenwirken von Hefen und Spaltpilzen hervorgerufen. Bei der Biergärung wird die Bierwürze, die durch Abkochung von Malz (gekeimte Gerste) gewonnen wird, bei der Weingärung der zuckerhaltige Traubensaft vergoren. — Hefepilze finden auch als „Preßhefe“ Verwendung in der Bäckerei; die bei der Gärung entstehende Kohlensäure lockert den Teig. Auch die verschiedene Beschaffenheit des Brotes ist zum Teil auf kombinierte Wirkungen von Hefen und Bakterien zurückzuführen. — Manche Hefen treten bei der Bier- und Weingärung als unerwünschte Verunreinigungen auf, so *S. Pasteurianus*, der Trübung und bitteren Geschmack des Bieres hervorruft. — *S. apiculatus* spielt eine Rolle bei Bereitung der Obstweine, *S. Mycoderma* tritt in Form gerunzelter grauer Häute auf Wein, Bier, sauren Gurken etc. auf, *S. Kefyr* erzeugt im Vereine mit einigen Bakterien aus Kuhmilch ein unter dem Namen Kefyr in den Kaukasusländern bekanntes, bei uns zu Heilzwecken verwendetes Getränk. — Farbstoffe produzieren *S. niger* und *S. glutinis* („rosa Hefe“). — *Monospora cuspidata*, Schläuche mit einer nadelförmigen Spore, parasitisch in kleinen Crustaceen. — Während bei *Saccharomyces* Kopulation fehlt, findet sich eine solche (vgl. Abb. 131, Fig. 10—15) bei *Schizosaccharomyces* (*S. octosporus* und *S. Pombe*), *Debaryomyces*, *Nadsonia* u. a. — *Atichia* ist nach Höhnelt ein an die epiphytische Lebensweise angepaßter, hierher gehöriger Pilz.

2. Gruppe. **Euasci.** Stets Fruchtkörperbildung. Schläuche aus askogenen Hyphen hervorgehend, welche aus dem befruchteten Askogon entstehen. Anthithetischer Generationswechsel.

1. Ordnung. *Perisporiales*³⁹⁾. (Abb. 132.) Befruchtungsvorgang

organismen der Gärungsindustrie. 2. Aufl., 1890. — Koch A., Jahresb. üb. d. Fortschr. in d. Lehre der Gärungsorganismen, seit 1891. — Lafar in Wiesner, Rohstoffe, 2. Aufl., 1900; 3. Aufl., 1921. — Guillaiermond A., Rech. cytol. sur l. lév. Rev. gen. d. Bot., XV., 1903; Rech. s. l. germ. et la conjug. d. lév. Rev. gen. d. Bot., 1905; Nouv. observ. s. l. sex. d. lév. Arch. f. Prot.-Kunde, XXVIII., 1913. — Fuhrmann F., Der feinere Bau der *S.*-Zelle. Zentralbl. f. Bakt., II. Abt., XVI., 1906; Die Kernteilung v. *S. ellips.*, a. a. O., XV., 1905. — Dombrowski W., Die Hefen in Milch und Milchprod. Zentralbl. f. Bakteriologie, XXVIII., 1910. — Marchand H., La conjug. d. spores chez les lév. Rev. gen. d. Bot., XXV., 1913. — Konokotina A. G., Üb. d. neuen Hefepilze mit heterogam. Kopul. Bull. jard. bot. St. Petersb., XIII., 1913. — Saito K., Die Parthenosporenbild. bei *Zygosacch.* Bot.-Mag. Tokyo, XXXII., 1918.

³⁹⁾ Harper R. A., Die Entw. d. Perith. bei *Sphaerotheca*. Ber. d. d. bot. Ges., 1896. — Palla E., Üb. d. Gttg. *Phyllactinia*. Ber. d. d. bot. Ges., 1899. — Salmon E. S., A monogr. of the *Erysiph.* Mem. Torr. bot. Cl., IX., 1900. — Neger F. W., Beitr. z. Biol. d.

(Abb. 126) nach Typus II. Einzelne oder mehrere Schläuche von einer gemeinsamen Hülle (Peridie) umgeben, daher in kleinen Fruchtkörpern. Peridie kugelig oder schildförmig, geschlossen bleibend, selten nur sich oben mit einem Loche öffnend.

Hierher gehören insbesondere zahlreiche, die Familie der *Erysiphaceae* (Abb. 132, Fig. 1—4) bildende, auf lebenden Pflanzen parasitische Formen, mit weißem, die Oberhaut der betreffenden Pflanzenteile schimmelartig überziehendem und Konidien abschnürendem Luftmycelium („Mehltau“) und demselben aufsitzenden, winzigen, kugeligen, fädige

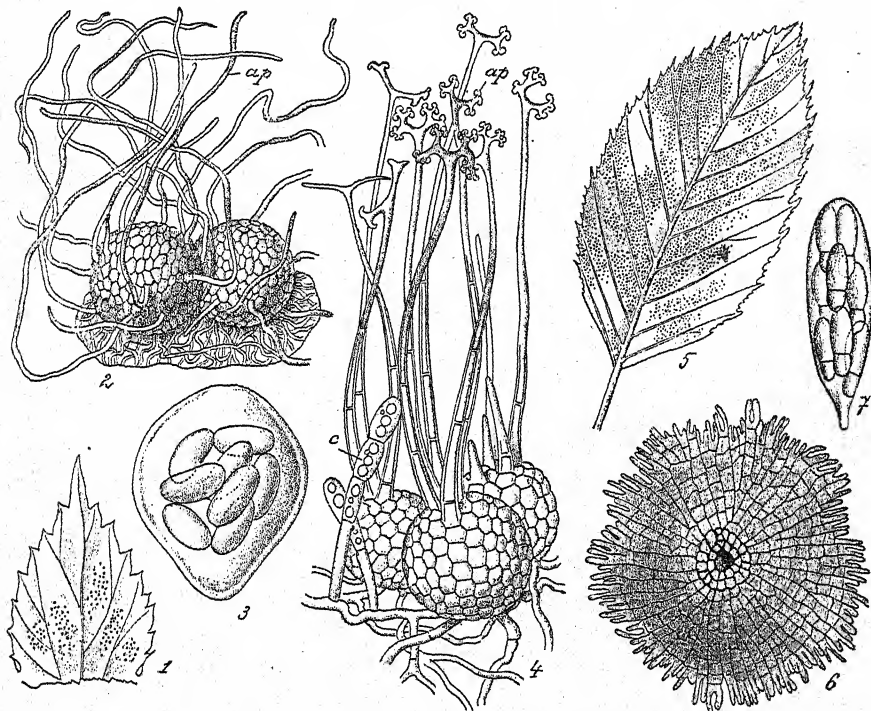


Abb. 132. *Perisporiales*. — Fig. 1—3. *Sphaerotheca Humuli*. Fig. 1 Stück eines Blattes von *Humulus* mit Fruchtkörpern, nat. Gr.; Fig. 2 zwei Fruchtkörper, ap Anhängsel, 175fach vergr.; Fig. 3 Ascus, 380fach vergr. — Fig. 4. *Podosphaera tridactyla*, Konidienträger c und 3 Fruchtkörper mit Anhängseln ap. — Fig. 5—7. *Microthyrium microscopicum*. Fig. 5 Fruchtkörper auf einem Blatte, nat. Gr.; Fig. 6 Fruchtkörper, stark vergr.; Fig. 7 Schlauch. — Fig. 2—4 nach Tulasne, Fig. 5 nach Lindau, Fig. 6—7 nach Winter.

Anhängsel tragenden Fruchtkörpern. Die Konidienträger mancher Formen wurden früher als selbständige Pilze unter dem Namen *Oidium* beschrieben. Viele Arten sind insbesondere in den extratropischen Gebieten sehr häufig, so z. B. *Sphaerotheca Humuli* (= *S. Castagnei*) (Abb. 132, Fig. 1—2) u. a. auf dem Hopfen, dessen Kulturen schädigend; *S. pannosa* ebenso auf Rosen; *S. mors uvae* auf Stachelbeeren („amerikanischer Stachelbeermehltau“, im

Erys. I. u. II. Flora, 1901 und 1902. — Blackman U. H. and Fraser H. C. J., Fertiliz. in *Sphaerotheca*. Ann. of Bot., 1905. — Beszssonoff N., Quelqu. nouv. faits conc. la format. d. perithèce. Bull. soc. myc. France, XXX., 1914.

Gegensätze zu dem europäischen St., *Microsphaera Grossulariae*); *Erysiphe Polygoni* (E. = *Pisi*) besonders auf Leguminosen, *E. graminis* auf Gräsern, *E. Cichoriacearum* auf Compositen, Cucurbitaceen etc., *Uncinula necator* (= *U. spiralis*) auf dem Weinstocke, dessen Konidienträger den schon lange als *Oidium Tuckeri* bekannten, schädlichen Parasiten des Weines darstellen; *Podosphaera leucotricha* auf Apfelbäumen; *Phyllactinia corylea* auf verschiedenen Waldbäumen. Bekämpfung sämtlicher Erysiphaceen durch Bestäuben mit gepulvertem Schwefel oder durch Bespritzen mit Schwefelkalkbrühe und anderen Schwefelpräparaten.

Von den *Erysiphaceae* unterscheiden sich die *Perisporiaceae* (z. B. *Perisporium*-Arten auf faulendem Papier, Stroh u. dgl.; *Capnodium salicinum*, der „Rußtaupilz“, epiphytisch auf vielen Pflanzen; *Thielavia basicola*, Schädling des Tabaks etc.) durch ein braunes oder schwarzes Luftmycelium, die *Microthyriaceae* (Abb. 132, Fig. 5–7) durch die schildförmigen Fruchtkörper.

2. Ordnung. *Plectascales*⁴⁰). Befruchtungsvorgang nach Typus II. Außerhalb oder im Innern des Substrates entstehen Fruchtkörper von zumeist rundlicher Gestalt. Dieselben besitzen eine sterile Wandschichte (Peridie); die Schläuche entstehen im Innern in unregelmäßiger Anordnung aus unregelmäßig verlaufenden askogenen Hyphen. Schläuche 2–8sporig. Eine regelmäßige Art des Öffnens der Fruchtkörper fehlt. Von zahlreichen Formen sind auch fadenförmige Konidienträger bekannt, die sogar manchmal an Häufigkeit des Auftretens die Schlauchform übertreffen.

1. Familie. *Gymnoascaceae*. Peridie aus einem ganz lockeren Geflecht bestehend. — Auf verschiedenen faulenden Substraten.

Gymnoascus, *Myxotrichum*.

2. Familie. *Aspergillaceae*. (Abb. 133.) Peridie dicht, geschlossen. Fruchtkörper klein, nicht unterirdisch, nicht gestielt.

Hierher gehören einige Arten, deren Konidienträger zu den häufigsten „Schimmelpilzen“ zählen. — *Aspergillus*, Konidienträger am Ende blasenförmig erweitert und mit zahlreichen Sterigmen besetzt, welche in Reihen Konidien abschnüren. *A. herbariorum*, *A. fumigatus* u. a. auf verschiedenen, vorwiegend vegetabilischen Substanzen; parasitisch, bzw. zum Teil auch pathogen im menschlichen Körper, besonders im Gehörgange: *A. malignus*, *A. niger*, *A. flavus*, *A. fumigatus* u. a.; *A. Oryzae*, Diastasebildner bei Bereitung des Reisweines (Saké); *A. Wentii* auf gekochten Sojabohnen u. a. m. — *Penicillium*, Konidienträger am Ende nicht erweitert, sondern verzweigt, an den Enden der Zweige Konidien in Ketten abschnürend. *P. crustaceum* (Pinselschimmel) (Abb. 133). Verbreitetster Schimmelpilz auf organischen Substanzen, ruft verschiedene Zersetzungen hervor; Konidien graugrün; *P. italicum* u. *olivaceum* auf Zitronen und Orangen; *P. minimum*, pathogen im menschlichen Ohre. — *Penicillioopsis*.

3. Familie. *Onygenaceae* (*Onygena* auf Hufen, Federn, Horn) mit meist gestielten und 4. Familie *Trichocomaceae* (*Trichocoma*) mit sich später becherartig öffnenden Fruchtkörpern.

5. Familie. *Elaphomycetaceae*. Fruchtkörper unterirdisch, ziemlich groß, knollenartig. Peridie gegen die sporenbildende Innenmasse scharf abgegrenzt.

⁴⁰) Eidam E., Beitr. z. Kenntn. d. Gymnoasc. Beitr. z. Biol., III., 1880. — Rees M. u. Fisch C., Unters. üb. Bau u. Lebensw. d. Hirschtrüffel. Bibl. bot., Heft 7, 1887. — Wehmer C., Die Pilzgattung *Aspergillus*. Mem. Soc. phys. et d'hist. nat. Genève, 1901.

Die trüffelartigen Fruchtkörper von *Elaphomyces cervinus*, *E. variegatus* u. a. unterirdisch in Waldungen. Die Sporen werden durch Tiere, welche die Fruchtkörper verzehren, verbreitet. Mycelien der *E.*-Arten treten, gleichwie die der folgenden Familie in Symbiose mit den Wurzeln von Waldbäumen (Mykorrhiza).

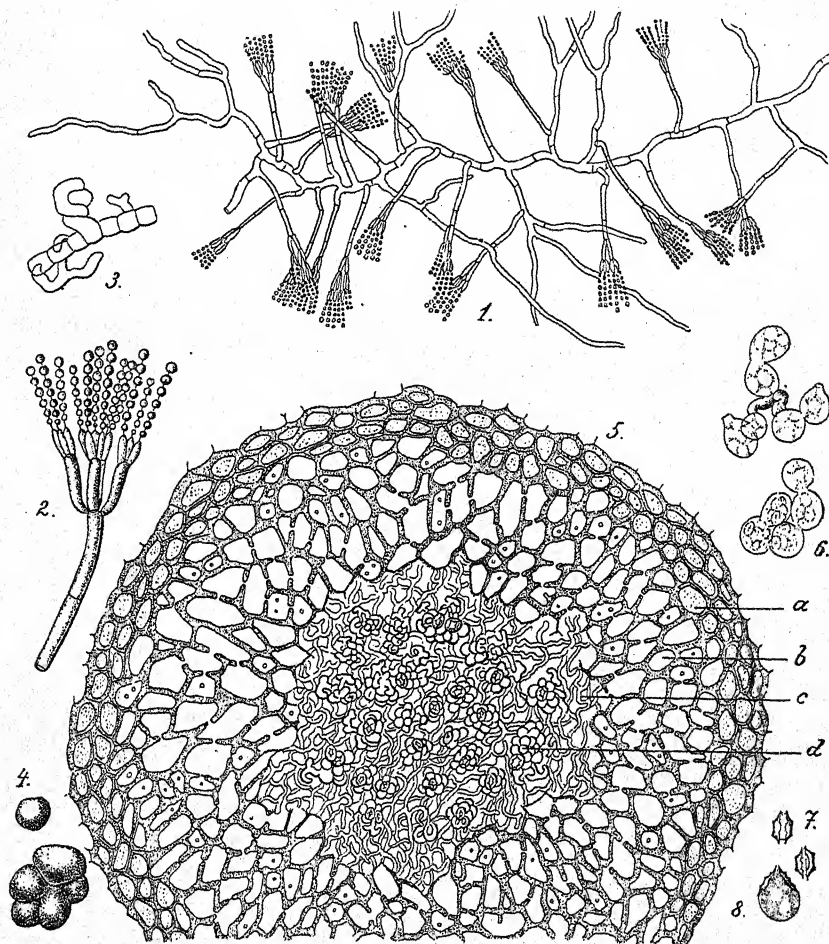


Abb. 133. *Penicillium crustaceum*. — Fig. 1. Mycelium mit Konidienträgern; 120fach vergr. — Fig. 2. Konidienträgerende; 630fach vergr. — Fig. 3. Fruchtkörperanlage; 630fach vergr. — Fig. 4. Fruchtkörper; 15fach vergr. — Fig. 5. Fruchtkörper im Durchschnitte mit den 4 Schichten a—d, von denen d Schläuche bildet; 300fach vergr. — Fig. 6. Asci; 630fach vergr. — Fig. 7. Askosporen. — Fig. 8. Keimende Askospore; 800fach vergr. — Nach Brefeld.

6. Familie. *Terfeziaceae*, verschieden von der vorhergehenden Familie durch nicht scharf abgegrenzte Peridie.

Terfezia-Arten im europäischen Mittelmeergebiet und Südwestasien wichtige Speisepilze, ebenso *Choiromyces maeandriiformis* in Mitteleuropa.

3. Ordnung. *Discomycetes*⁴¹⁾. Befruchtungsvorgang nach Typus II

⁴¹⁾ Boudier E., Hist. et classif. des Disc. d'Eur., 1907. — Falek R., Üb. d. Sporenverbr. bei den Ascom. I. Die radiosensibl. Discom. Mykol. Unters. u. Ber., 1916.

(Abb. 127. u. 128) oder Apogamie. Fruchtkörper auf und im Substrate, sehr verschieden geformt, meistens bei der Sporenreife die Schlauchschichte freigebend. Schläuche nicht büschelig stehend, sondern zu flachen Hymenien verbunden, welche auf größere Strecken hin Teile des Fruchtkörpers überziehen. Schläuche meist 8sporig. Konidienträger mannigfach.

1. Unterordnung. **Hysteriineae**. (Abb. 134.) Fruchtkörper langgestreckt. Wand schließlich durch einen Längsspalt sich öffnend. Hymenium bei der Sporenreife freiliegend. — Diese Unterordnung dürfte, gleichwie die folgende, recht heterogene, aber derzeit noch nicht besser trennbare Typen umfassen.

Einige Arten der Gattungen *Lophodermium* und *Hypoderma* sind gefährliche Parasiten auf Blättern, so *L. Pinastris* auf Kiefern (Ursache der „Schütte“), *L. nervisequium*

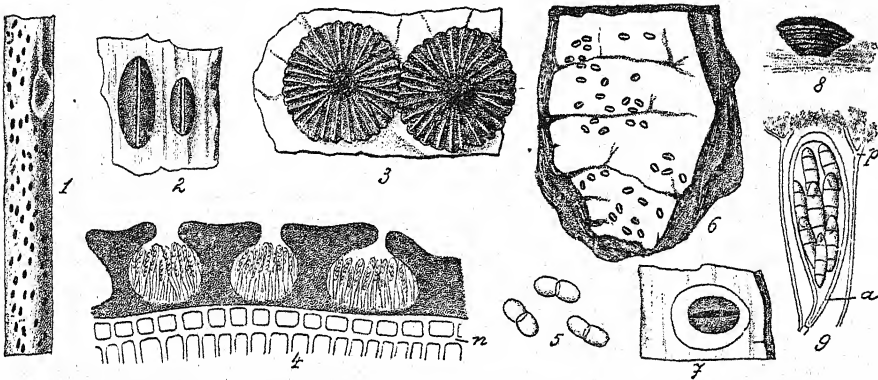


Abb. 134. *Hysteriineae*. — Fig. 1 u. 2. *Hypoderma Rubi*. Fig. 1 Zweig mit Fruchtkörpern, nat. Gr.; Fig. 2 zwei Fruchtkörper, vergr. — Fig. 3–5. *Parmularia Styracis*. Fig. 3 zwei Stromata, 4fach vergr.; Fig. 4 Stück eines Querschnitts durch ein Stroma, stärker vergr.; Fig. 5 Sporen. — Fig. 6 u. 7. *Hysterium pulicare*. Fig. 6 Rindenstück mit Fruchtkörpern, nat. Gr.; Fig. 7 Fruchtkörper, vergr. — Fig. 8. Fruchtkörper von *Ostreion americanum*; vergr. — Fig. 9. Ascus *a* und Paraphysen *p* von *Gloniella Typhae*; stark vergr. — Fig. 1 und 2, 6 u. 7 nach Rehm, 3–5 nach Lindau, 8 nach Duby.

auf der Tanne, *L. macrosporum* auf der Fichte; *H. brachysporum* auf *Pinus Strobus*. — Auf Holz und Rinde saprophytisch besonders Arten der Gattungen *Lophium*, *Hysterium*, *Glonium*.

2. Unterordnung. **Phacidiineae**. (Abb. 135.) Fruchtkörper rundlich, seltener langgestreckt. Wand schließlich durch sternförmig verlaufende Risse, seltener durch gelappte Längsspalten sich öffnend. Hymenium bei der Sporenreife freiliegend.

Parasiten: *Naemacyclus niveus* auf Coniferennadeln; *Rhytisma acerinum* auf Ahornblättern (Abb. 135, Fig. 3), *R. salicinum* auf Weidenblättern, beide große schwarze Flecke erzeugend; *Trochila*-Arten auf Blättern verschiedener Pflanzen. — Saprophytisch auf Blättern und krautigen Teilen Arten der Gattungen *Phacidium*, *Scleroderris* u. a. — Saprophytisch auf Holz besonders Arten der Gattungen *Naevia*, *Propolis* (Abb. 135), *Stictis* u. a.

Hier würde sich am ehesten eine Gruppe von Pilzen einfügen, welche bisher wenig aufgeklärt ist. Sie ist charakterisiert durch die zur Zeit der Sporenreife verschwindenden Schläuche und die dann mit den sich verlängernden Paraphysen verklebenden Sporen. Fruchtkörper schalenförmig oder gestielt, anfangs geschlossen: **Protocaliciaceae**.

3. Unterordnung. **Pezizineae**. Fruchtkörper nur anfangs geschlossen, sehr bald sich öffnend und das Hymenium daher sehr früh vollkommen frei. Fruchtkörper häufig von fleischiger Konsistenz, im reifen Zustande becher-, scheiben- oder tellerförmig. — Im Gegensatz zu den beiden vorigen Unterreihen vielfach ansehnliche Pilze.

1. Familie. **Pyronemataceae**. Fruchtkörper klein, konvex oder scheibenförmig, einem feinen Hyphengeflechte aufsitzend. Bau parenchymatisch.

Pyronema omphalodes (= *P. confluens*), nicht selten auf Erde, Brandstellen u. dgl. mit dem Hyphengeflechte große Flächen überziehend (vgl. Abb. 127). Eines der günstigsten Objekte zur Beobachtung des Befruchtungsvorganges.

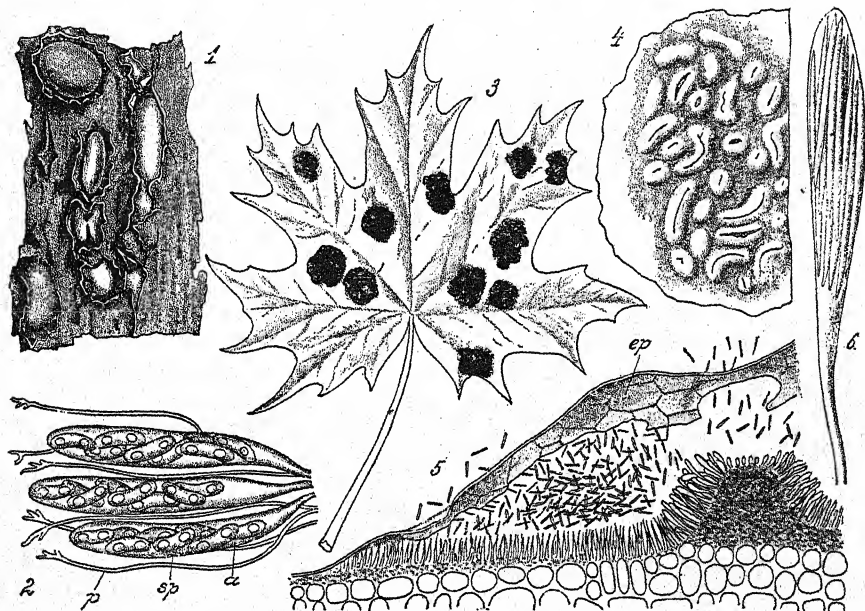


Abb. 135. *Phacidiineae*. — Fig. 1 u. 2. *Propolis faginea*. Fig. 1 mehrere Fruchtkörper, vierfach vergr.; Fig. 2 Asci *a* mit Paraphysen *p*, *sp* Sporen, 200fach vergr. — Fig. 3 bis 6. *Rhytisma acerinum*. — Fig. 3 Blatt von *Acer* mit Stroma, nat. Gr.; Fig. 4 ein Stroma vergr.; Fig. 5 Durchschnitt durch ein Konidienlager, *ep* abgehobene Epidermis; Fig. 6 Schlauch, stark vergr. — Fig. 1, 2, 5 nach Tulasne, 3–4 nach Lindau.

2. Familie. **Pezizaceae**. Fruchtkörper selten deutlich gestielt, oberflächlich, scheiben- oder becherförmig. Schläuche nicht aus dem Hymenium hervortretend.

Zumeist recht auffallende, bodenbewohnende Pilze: *Sphaerospora trechispora* mit scharlachroten, außen behaarten, scheibenförmigen Fruchtkörpern; *Sarcosphaera coronaria* mit großen, bis 10 cm im Durchmesser haltenden, innen violetten, außen weißlichen Fruchtkörpern; *S. coccinea* mit scharlachroten, becherförmigen, großen Fruchtkörpern auf Waldboden, *S. macropus* (Abb. 137, Fig. 6) mit langem Stiel, zwischen Gras; *Plicaria vesiculosa* (Abb. 137, Fig. 7) mit wachsgelben großen Fruchtkörpern auf gedüngtem Boden, genießbar; *Otidea leporina*, Fruchtkörper auf einer Seite bis zum Grunde offen, genießbar.

3. Familie. **Ascobolaceae**. Fruchtkörper nicht gestielt, oberflächlich,

parenchymatisch. Schläuche bei der Sporenreife über das Hymenium hervortretend, die Sporen häufig ausspritzend.

Kleine, insbesondere Exkremente pflanzenfressender Tiere bewohnende Pilze: *Lasio-bolus equinus* mit außen behaarten Fruchtkörpern, *Saccobolus violaceus*, *Ascobolus glaber*, *A. stercorarius* etc.

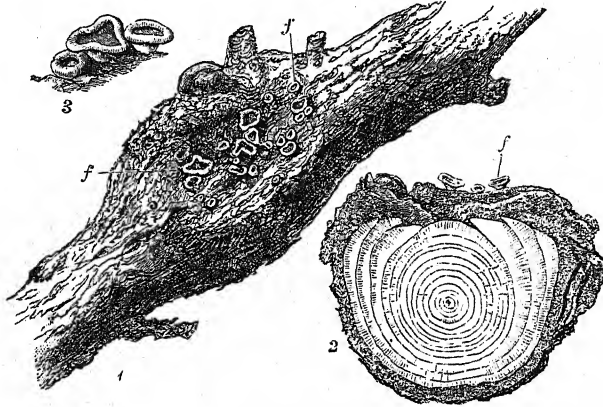


Abb. 136. *Dasyscypha Willkommii*. — Fig. 1. Aststück einer Lärche mit Krebsstelle und Fruchtkörpern *f*; nat. Gr. — Fig. 2. Querschnitt durch die Krebsstelle; nat. Gr. — Fig. 3. Fruchtkörper; etwas vergr. — Original.

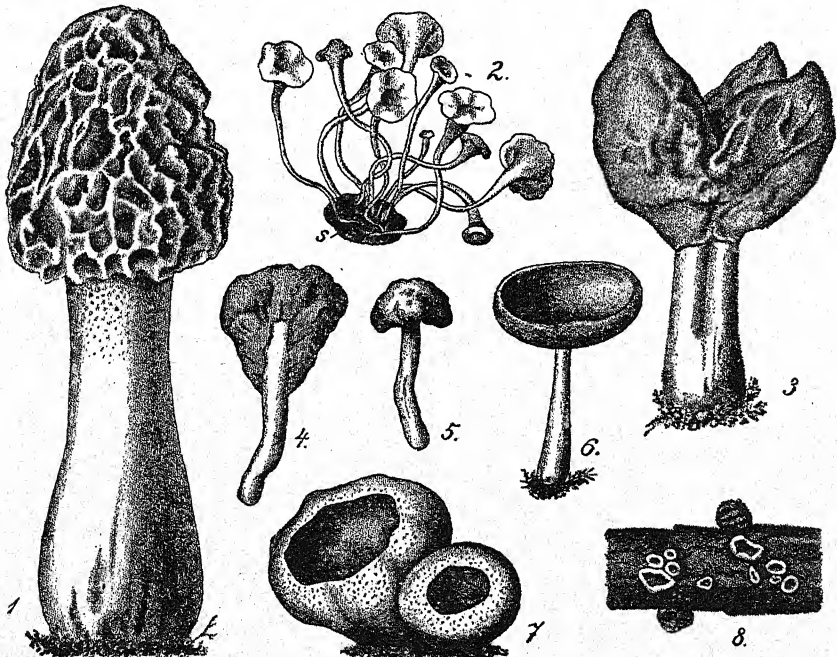


Abb. 137. *Discomycetes*. — Fig. 1. *Morchella esculenta*; nat. Gr. — Fig. 2. *Sclerotinia Libertiana*, s Sklerotium; nat. Gr. — Fig. 3. *Helvella infula*; nat. Gr. — Fig. 4. *Spathularia clavata*; nat. Gr. — Fig. 5. *Leotia gelatinosa*; nat. Gr. — Fig. 6. *Sarcosphaera macropus*; nat. Gr. — Fig. 7. *Plicaria vesiculosa*; nat. Gr. — Fig. 8. *Dasyscypha Willkommii*; nat. Gr. — Original.

4. Familie. **Helotiaceae**. Fruchtkörper von Anfang an frei oder zuerst eingesenkt, wachstümlich weich, schüssel- bis becherförmig, kürzer oder länger gestielt. Bau faserig.

Sclerotinia, Fruchtkörper sich aus einem Sklerotium entwickelnd. *S. baccarum* bildet dasselbe in den Fruchtknoten von *Vaccinium Myrtillus*, *S. urnula* in jenen von *V. Vitis idaea*. *S. Fuckeliana* bildet Sklerotien an zahlreichen verschiedenen Pflanzen, unter anderen auf dem Weinstocke; die Konidienform dieses Pilzes ist schon lange als häufiger, auf den verschiedensten Pflanzen parasitisch auftretender Schimmelpilz unter dem Namen *Botrytis cinerea* („Grauschimmel“) bekannt; *S. Libertiana* (= *S. sclerotiorum*) (Abb. 137, Fig. 2) parasitisch und pathogen auf verschiedenen Kulturpflanzen, so Rüben, Rettichen, Bohnen etc., an deren unterirdischen Teilen Sklerotien erzeugend; *S. bulborum* verursacht den „schwarzen Rotz“ der Hyazinthenzwiebeln. *S. cinerea* auf Kirschen; *S. fructigena* auf Äpfeln und Birnen; *S. laxa* auf Aprikosen; die sehr häufigen Konidienformen der drei letztgenannten Arten werden als *Monilia* bezeichnet. *S. Trifoliorum* auf Kleearten, *Medicago*, *Onobrychis* verursacht den „Kleekrebs“.

Andere bemerkenswerte Formen ohne Sklerotien sind: Parasiten: *Dasycephala Willkommii* (Abb. 136), Ursache des „Lärchenkrebses“ auf *Larix*, *D. Warburgiana* auf *Cinchona* in den Tropen. — Saprophyten auf Holz: Arten der Gattungen *Lachnum*, *Helotium*, *Rutstroemia*, *Coryne*.

5. Familie. **Mollisiaceae**. Fruchtkörper wie bei voriger Familie, dem Substrate breit aufsitzend, oberflächlich oder hervortretend; Bau parenchymatisch.

Häufig saprophytisch auf Holz: *Tapesia lividofusca* und *fusca*, *Mollisia cinerea* und *benesuada*. — Parasitisch: *Pseudopeziza Trifolii* auf Blättern von Papilionaceen, in Kulturen oft schädlich, Erreger des „Klappenschorfes“; *P. tracheiphila* auf dem Weinstock (Erreger des „Roten Brenners“); *P. Ribis* (Konidienform: *Gloeosporium Ribis*) verursacht die Blattfallkrankheit der Johannisbeeren.

6. Familie. **Cenangiaceae**. Fruchtkörper anfangs eingesenkt, später hervortretend, leder- oder knorpelartig.

Parasitisch auf holzigen Teilen von Pflanzen, z. B. *Cenangium populneum* auf Weiden und Pappeln, *C. Abietis* auf Kiefern u. a., *Dermatea Cerasi* auf Kirschbäumen, *D. carpinia* auf *Carpinus*, *Tympanis conspersa* auf Nadelholzästen, *Bulgaria polymorpha* auf Eichen und Buchen u. a. m. — *Chlorosplenium aeruginosum* ist die Ursache der Grünfäule des Holzes.

Die Familien der (7.) **Celidiaceae** und (8.) **Patellariaceae** mit gleichfalls lederartigen Fruchtkörpern finden sich vorherrschend auf Hölzern und parasitisch auf Flechten. Sie besitzen meist kleine Fruchtkörper und sind systematisch bemerkenswert durch die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu flechtenbildenden Pilzen.

Häufige Formen: *Celidium Stictarum* auf *Sticta*, *Conida clemens* auf den Apothecien von Steinflechten, *Abrothallus Parmeliarum* auf verschiedenen Flechten etc.

4. Unterordnung. **Helvellineae**. Hymenium von Anfang an frei, auf der Oberfläche relativ großer, häufig in einen sterilen Träger und einen fertilen Teil differenzierter, fleischiger Fruchtkörper.

1. Familie. **Geoglossaceae**. Fruchtkörper mit Stiel und keulen- oder kopfförmigem, fertilem Teil.

Spathularia clavata (Abb. 137, Fig. 4) mit seitlich zusammengedrücktem, gelbem, fertilem Teile; *Leotia gelatinosa* (Abb. 137, Fig. 5) mit rundlichem, faltigem, fertilem Teile;

beide verbreitet in Wäldern und auf schattigen Wiesen, sogenannte Hexenringe bildend; *Geoglossum*-Arten mit meist schwärzlichen Fruchtkörpern zwischen Gras und Moos.

2. Familie. **Helvellaceae**. Fruchtkörper mit Stiel und hutförmigem, fertilem Teile, zumeist den Boden bewohnend.

Helvella mit lappig umgeschlagenem, an der Oberfläche glattem Hute. *H. crispa* und *lacunosa* mit tief längsgrubigem Stiele und lichtem Hute. *H. infula* (Abb. 137, Fig. 3) mit glattem Stiele und kastanienbraunem Hute; alle drei Arten genießbar. — *Gyromitra* mit lappig umgeschlagenem, an der Oberfläche unregelmäßig faltigem Hute. Die großen, braunen oder gelblichen Fruchtkörper der Arten dieser Gattung, so z. B. von *G. esculenta* und *G. gigas* werden verzehrt und kommen insbesondere in den nördlichen Teilen von Mitteleuropa als „Lorcheln“ oder „Stockmorcheln“ im Frühjahr massenhaft auf die Märkte. Obwohl diese Pilze allgemein als Speisepilze Verwendung finden, sind doch schon schwere Vergiftungen durch dieselben vorgekommen; dieselben haben früher zur Annahme der Existenz einer den beiden ähnlichen, aber giftigen Art geführt. Die Giftwirkung ist auf den Gehalt des Fruchtkörpers an Helvellasäure zurückzuführen, welche

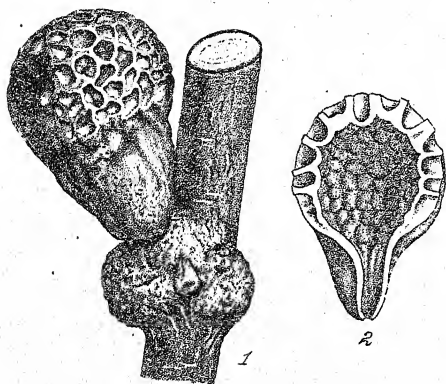


Abb. 138. *Cyttaria Gunnii*. — Fig. 1. Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 2. Derselbe im Längsschnitte. — Original.

durch heißes Wasser extrahiert werden kann, daher Abbrühen der Pilze und Weggießen des Brühwassers anzuempfehlen. Zum Teil sind Vergiftungen hier, wie auch sonst bei Pilzen, gewiß auf den Genuß faulender, d. h. durch Spaltpilze zersetzter Fruchtkörper zurückzuführen. — *Verpa*. Fruchtkörper mit glockenförmigem, auf der Oberfläche längsrunzeligem Hute. *V. bohemica*, genießbar. — *Morchella* Fruchtkörper mit kegelförmigem, auf der Oberfläche grubig gefeldertem Hute. Alle unter dem Namen „Morcheln“ bekannten Arten der Gattung sind genießbar und kommen insbesondere im Frühjahr vor. Jedoch sind auch Vergiftungen durch Morcheln bekannt geworden, welche auf die schon erwähnten Umstände zurückzuführen sind. Verbreitetste Arten: *M. conica* und *M. esculenta* (Abb. 137, Fig. 1).

Hier dürfte sich die noch nicht genügend erforschte kleine Familie der (3.) *Cyttariaceae* anschließen, die allerdings auch Beziehungen zu den *Cenangiaceae* aufweist: *Cyttaria*-Arten, parasitisch auf Buchen in Südamerika und Tasmanien; Fruchtkörper genießbar (Abb. 138).

4. Familie. **Rhizinaceae**. Fruchtkörper stiellos, krusten- oder knollenförmig.

Rhizina inflata mit ausgedehnten, unterseits durch Rhizoide mit dem Boden verbundenen, braunen bis schwarzen Fruchtkörpern; auf Waldboden. Der Pilz soll eine Erkrankung der Wurzeln der Waldbäume hervorrufen.

4. Ordnung. **Tuberales**⁴²⁾. Befruchtungsvorgang unbekannt. Frucht-

⁴²⁾ Vittadini C., Monogr. Tuberac., 1831. — Tulasne L. R., Fungi hypog., 1862. — Hesse O., Die Hypogäen Deutschlands, Halle 1890. — Fischer E., Üb. d. Parallel. d. Tub. u. Gasterom. Ber. d. d. bot. Ges., XIV., 1896; Bemerk. üb. *Gyrocratera* u. *Hydnobia*. Hedwigia, XXXIX., 1900; Zur Morph. d. Hypog. Bot. Ztg., 1908. — Buchholtz F., Beitr. z. Morph. u. Syst. d. Hypog., 1902; Zur Morphol. d. System. d. Fungi hypog. Ann. mycol., 1903.

körper knollenförmig, unterirdisch, im Innern mit Hohlräumen, Gängen oder Adern, deren Wandungen von Hymenien überzogen sind.

Zweifelloos ist die Form der Fruchtkörper durch die hypogäische Lebensweise bedingt. Dies bewirkt eine gewisse Ähnlichkeit mit hypogäischen Formen anderer Pilzgruppen, so z. B. mit den *Elaphomyetaceae* und *Terfeziaceae*, die sich aber von den *Tuberales* durch das Fehlen eines regelmäßigen Hymeniums unterscheiden.

Die *Tuberaceae* lassen sich phylogenetisch mit den *Helvellineae*, die *Balsamiaceae* mit den *Pezizineae* in Beziehung bringen.

1. Familie. ***Tuberaceae***. (Abb. 139.) Hohlräume oder Gänge der Fruchtkörper nach außen mündend.

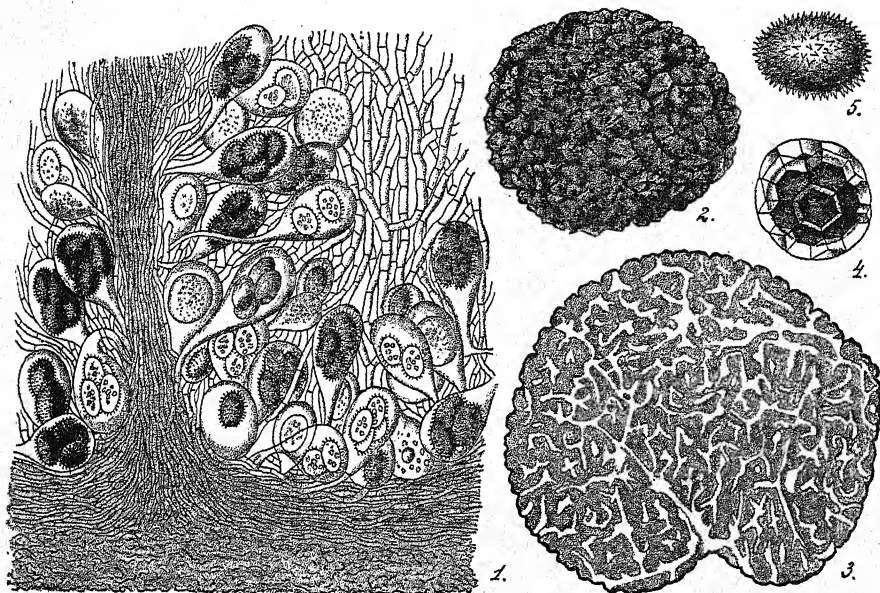


Abb. 139. *Tuberaceae*. — Fig. 1. *Tuber rufum*, Stück aus dem Innern des Fruchtkörpers; stark vergr. — Fig. 2. *T. aestivum*, ganzer Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 3. *T. brumale*, Durchschnitt durch den Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 4 Spore von *T. magnatum*, Fig. 5 von *T. brumale*; 450fach vergr. — Fig. 1, 3–5 nach Tulasne, 2 Original.

Arten der Gattung *Tuber* unter dem Namen „Trüffeln“ bekannte Speisepilze: *T. brumale* (insbesondere die Form *melanosporum*) in Italien, Frankreich, Süddeutschland, *T. aestivum* in Mitteleuropa verbreitet, *T. magnatum* in Italien, Frankreich. Die Verbreitung der Sporen erfolgt durch Tiere, welche die Fruchtkörper verzehren, daher auch Einsammeln der Trüffeln durch dazu abgerichtete Tiere. Die Mycelien vieler *Tuber*-Arten bilden Mykorrhizen.

2. Familie. ***Balsamiaceae***. Hohlräume der Fruchtkörper ringsum geschlossen.

Balsamia.

5. Ordnung. ***Exoascales***⁴³⁾. (Abb. 140 u. 141.) Befruchtungsvorgänge nicht bekannt. Schläuche acht- bis vielsporig (durch Sprossung der Sporen in den Schläuchen), eine ausgedehnte, nicht scharf umgrenzte, auf der

⁴³⁾ Vgl. Giesenhausen K. in Bot. Zeitg., 1901 und die dort zitierte Literatur.

Oberfläche des Substrates hervortretende, hymeniumähnliche, paraphysenlose Schichte bildend.

Die Ordnung der *Exoascales* dürfte eine abgeleitete Gruppe von Ascomyceten sein, bei der der einfache Bau eine Rückbildungserscheinung ist.

Einzige Familie: *Exoascaceae*.

Zumeist parasitisch in Pflanzen und vielfach auffallende Mißbildung an denselben hervorruhend; so erzeugen z. B. „Hexenbesen“, das sind abnorm starke Verzweigungen mit krankhafter Wachstumsrichtung der Äste: *Exoascus Cerasi* auf Süß- und Sauerkirschen (Abb. 141), *Taphrina betulina* auf der Birke, *T. Carpini* auf *Carpinus*, *T. epiphylla* auf Erlen.

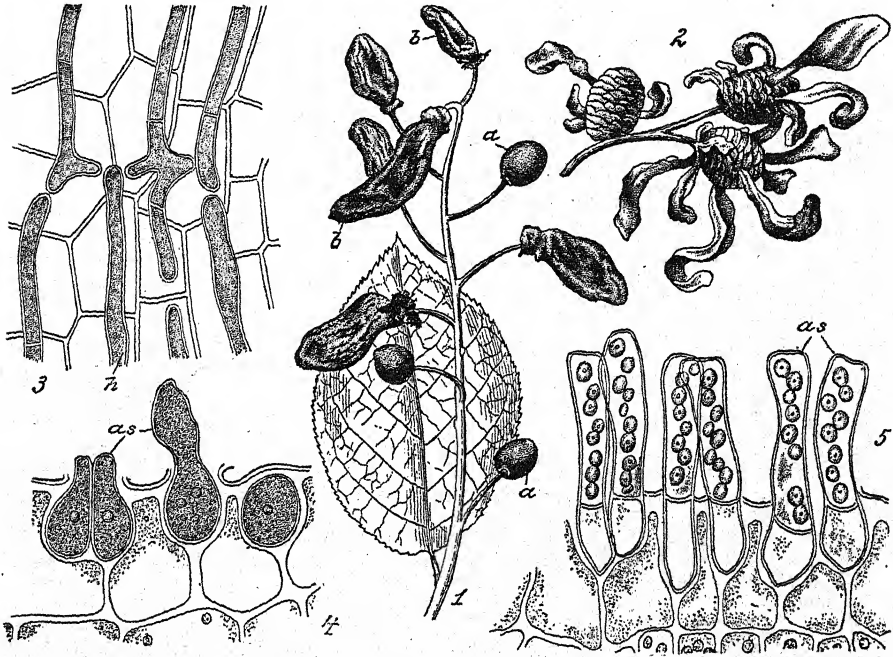


Abb. 140. *Exoascales*. — Fig. 1. *Exoascus Pruni* auf *Prunus Padus*, *a* normale, *b* deformierte Früchte; nat. Gr. — Fig. 2. *Taphrina Alni incanae*, die Deckschuppen der Inflorescenzen von *Alnus incana* deformierend; nat. Gr. — Fig. 3–5. *T. alnitorqua*. Fig. 3 Flächenansicht eines Erlenblattes mit zwischen Cuticula und Epidermis verlaufenden Hyphen *h*; Fig. 4 Anlage der Asci *as* an der Außenseite der Epidermiszellen; Fig. 5 reife Asci; 100fach vergr. — Fig. 3–5 nach Sadebeck, 1–2 Original.

— *Taphrina Alni incanae* deformiert die weiblichen Inflorescenzen von *Alnus* (Abb. 140). — *Exoascus Pruni* bewirkt Umwandlung der Früchte von *Prunus*-Arten, besonders von *Prunus domestica* in schotenähnliche, kernlose Bildungen („Taschen“, „Narrenzwetschken“) (Abb. 140). — *E. deformans* ruft die „Kräuselkrankheit“ der Blätter des Pfirsichbaumes hervor. — Saprophytisch auf Kiefernrinde lebt *Ascocorticium*.

6. Ordnung. *Pyrenomyces*. Befruchtungsvorgang, soweit bekannt, nach Typus III oder fehlend. Fruchtkörper (Perithezien) außerhalb des Substrates oder im Substrate, meist rundlich, aus einer sterilen Wand (Peridie) und einem die Schläuche enthaltenden zentralen Teile bestehend, dauernd geschlossen oder häufiger sich schließlich öffnend. Schläuche am Grunde der

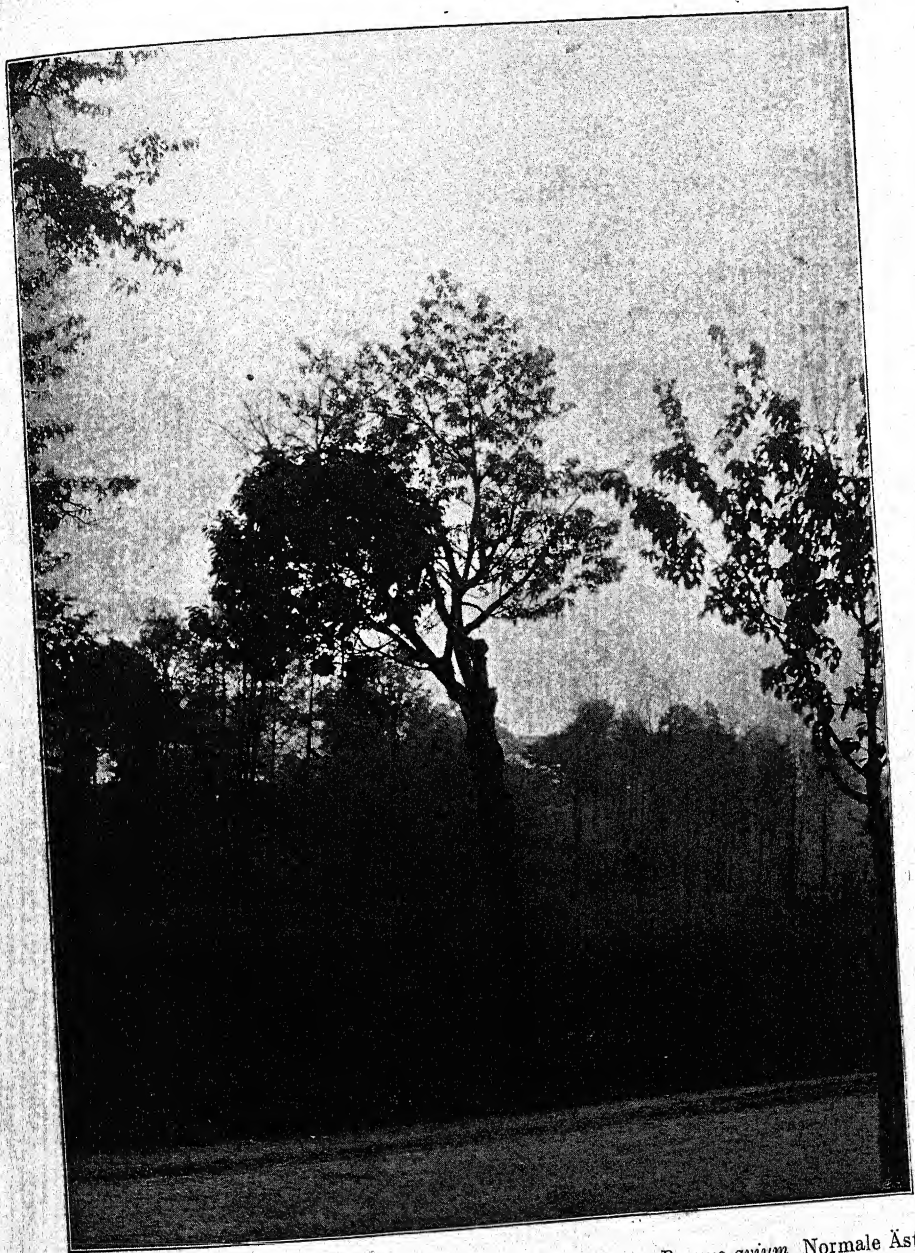


Abb. 141. „Hexenbesen“, verursacht von *Exoascus Cerasi* an *Prunus avium*. Normale Äste mit gerade hervorbrechenden Blättern. Hexenbesen dicht belaubt. — Original.

zentralen Partie des Fruchtkörpers büschelig entspringend und nicht unregelmäßig angeordnet. Schläuche meist 8sporig. Konidienträger sehr mannigfaltig. Die Fruchtkörper stehen entweder isoliert, oder sie sind in ein aus dem

Mycelium hervorgehendes Gewebe (Stroma) eingebettet; diese Stromata sind in den einfachsten Fällen krustenförmig; sie können sich aber auch über das Substrat erheben und mannigfache, oft recht komplizierte Gestalten (warzenförmig, walzenförmig, verzweigt etc.) annehmen.

Die Konidienbildung erfolgt in sehr mannigfacher Art und Weise: an einzelstehenden fädigen Konidienträgern, an Konidienträgern in hymeniumartigen Lagern oder im Innern fruchtkörperähnlicher Bildungen (Pykniden).

Die überaus formenreiche Ordnung der *Pyrenomycetes* läßt sich in folgende Unterordnungen teilen:

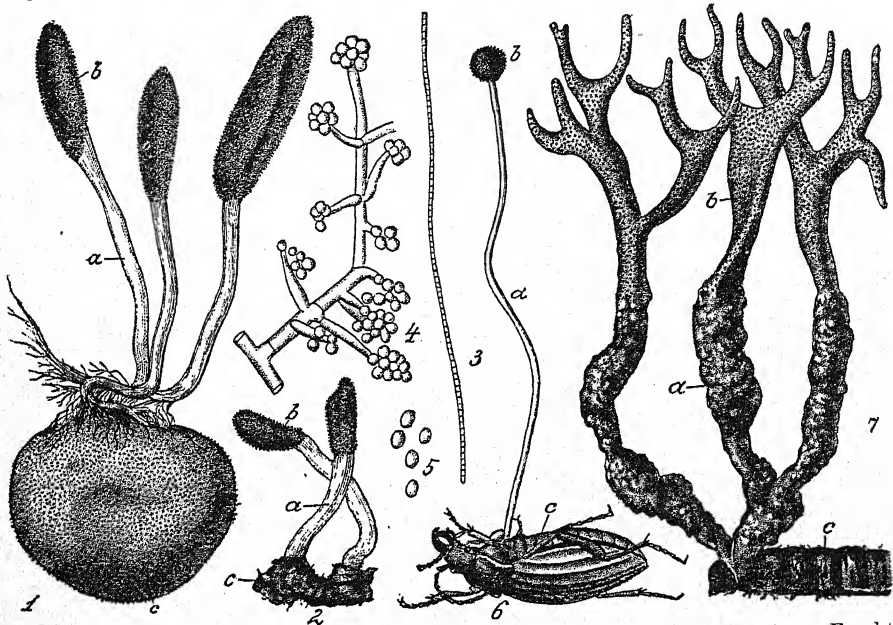


Abb. 142. *Cordyceps*-Arten. — Fig. 1. *C. ophioglossoides*, 3 Stromata auf einem Fruchtkörper von *Elaphomyces granulatus*; nat. Gr. — Fig. 2–4. *C. militaris*; Fig. 2 Stromata auf einer Raupe *c*; nat. Gr. — Fig. 3. Askospore; stark vergr. — Fig. 4. Konidienträger; 350fach vergr. — Fig. 5. Konidien von *C. ophioglossoides*; stark vergr. — Fig. 6. *C. cinerea* auf einem Käfer *c*; nat. Gr. — Fig. 7. *C. Taylors* auf einer Raupe *c*; nat. Gr. — In allen Figuren *a* steriler, *b* fertiler Teil des Stromas. — Fig. 3–5 nach Brefeld, 1 u. 6 nach Lindau, 7 nach A. Kerner, 2 Original.

1. *Hypocreineae*. (Abb. 142 u. 143.) Peridie abgerundet mit deutlich ausgebildeter Mündung, weich, lebhaft gefärbt oder farblos, niemals schwarz. Stromabildungen von ähnlicher Farbe und Beschaffenheit häufig.

Hypomyces mit lebhaft gefärbten Fruchtkörpern, die einem dichten krustenförmigen Stroma aufsitzen, häufig parasitisch auf verschiedenen Pilzen, besonders Hutpilzen. — *Nectria* ohne Stroma mit dem Substrate aufsitzenden Fruchtkörpern, seltener mit Stroma. Einige Arten gehören zu den häufigsten Parasiten der Laubbäume, so *N. cinnabarina*, deren Konidienform (ehedem „*Tubercularia vulgaris*“) in Form fleischroter Warzen auf den verschiedensten Holzpflanzen sich häufig findet; *N. galligena* auf Rotbuchen, Apfelbäumen und anderen Laubbäumen, verursacht krebsartige Wucherungen („Pilzkrebs“ oder

„echter Krebs“); *N. Solani* (Konidienform: *Fusarium Solani*) verursacht die Weißfäule der Kartoffeln; *N. graminicola* (Konidienform: *Fusarium nivale*), der „Schneeschnitz“, eine der Ursachen des „Auswinterns“ des Getreides. — *Polystigma* mit krustenartigem, rotem oder gelbem, Laubblättern eingewachsenem Stroma. Parasitisch: *P. rubrum*, rostrote Flecke auf den Blättern von *Prunus*-Arten (Pflaumen, Schlehen u. a.) bildend, *P. ochraceum* auf jenen von *Prunus Padus*. — *Epichloë typhina* findet sich parasitisch auf Gräsern und bildet an den Halmen walzenförmige, orangefarbene Stroma.

Cordyceps parasitisch auf Insekten und deren Larven, sowie auf unterirdischen Pilzen. Der Pilz befällt den lebenden Körper des Wirtes, der allmählich getötet und zum Teil mumi-

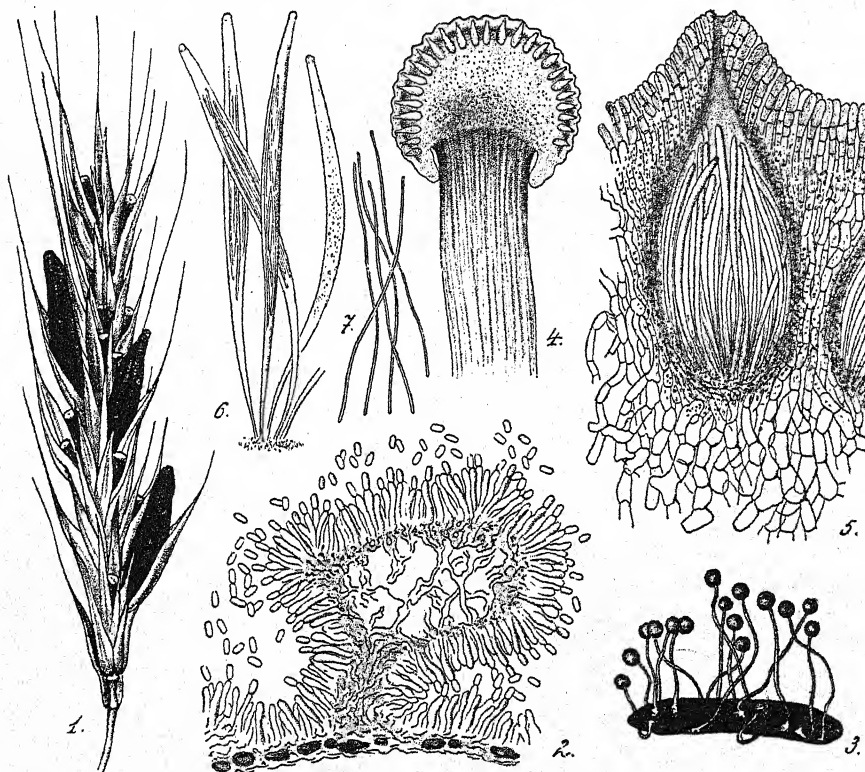


Abb. 143. *Claviceps purpurea*. — Fig. 1. Roggenähre mit Sklerotien; nat. Gr. — Fig. 2. Stück eines Konidienlagers; 300fach vergr. — Fig. 3. Sklerotium mit Stroma; nat. Gr. — Fig. 4. Endteil eines Stromas im Längsschnitt; 25fach vergr. — Fig. 5. Längsschnitt durch ein Perithecium; stärker vergr. — Fig. 6. Schläuche; 300fach vergr. — Fig. 7. Sporen; 320fach vergr. — Fig. 1 u. 3 Original, 2, 4–7 nach Tulasne.

fiziert wird. Die Tiere verkriechen sich vorher zumeist in den Boden. Aus dem Körper entwickeln sich einerseits keulenförmige Konidienträger (ehemalige Gattung *Isaria*), andererseits gestielte Stromata, in deren keulen- oder kopfförmigen oder verzweigten Enden die Fruchtkörper eingesenkt oder frei aufsitzend stehen: *C. militaris* und *C. cinerea* auf Insekten und deren Larven (Abb. 142, Fig. 2 und 6), *C. sinensis* auf Raupen in Ostasien, von den Chinesen medizinisch verwendet, *C. ophioglossoides* auf *Elaphomyces*-Fruchtkörpern (Abb. 142, Fig. 1), *C. Clavicipitis* auf *Claviceps*.

Claviceps, parasitisch in Gramineenfruchtknoten. Das Mycelium entwickelt zunächst Konidien (ehemalige Gattung *Sphacelia*) und zugleich damit eine zuckerhaltige Flüssigkeit

(„Honigtau“ des Getreides), welche eine Verbreitung der Konidien durch Insekten herbeiführt. Später geht das Mycelium in einen Dauerzustand (Sklerotium) über, einen schwarzen, walzenförmigen Körper, der an Stelle der zerstörten Fruchtknoten tritt und im Herbst abfällt. Nach Überwinterung auf dem Boden treibt das Sklerotium im Frühjahr rötliche Stomata mit sterilen Stielen und kugeligen Köpfchen, in denen die Peritheecien eingesenkt sind. Die Sporen sind fadenförmig. Am bekanntesten ist *Claviceps purpurea* (Abb. 143), die ganz allgemein auf Getreidepflanzen, namentlich Roggen vorkommt. Die Sklerotien sind unter dem Namen „Mutterkorn“ bekannt; sie besitzen giftige Eigenschaften, die bei reichlicher Beimengung von Sklerotiumteilen unter das Mehl zur Geltung kommen können und eine als „Kribbelkrankheit“ bekannte, jetzt relativ selten auftretende Krankheitsform hervorrufen. Bei Behandlung des Mehles mit Kalilauge macht sich die Beimengung von Mutterkorn durch Trimethylamingeruch bemerkbar. Seit langer Zeit schon findet das frische Sklerotium als „*Secale cornutum*“ medizinische Verwendung.

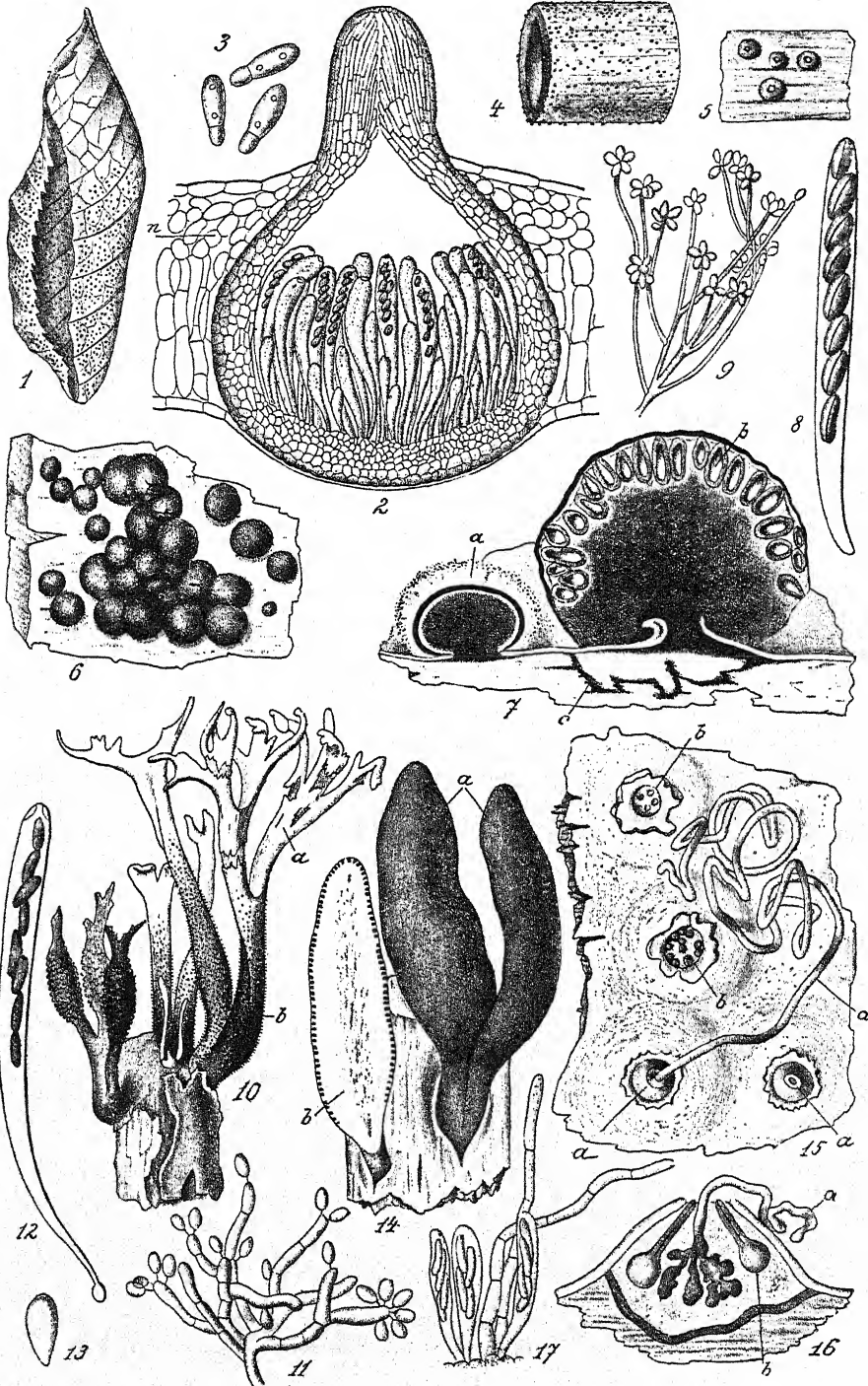
2. **Dothideineae.** Fruchtkörper abgerundet, mit deutlicher Mündung, ohne eigentliche Peridie im Innern eines Stromas entstehend. Stroma schwarz.

Phyllachora mit zahlreichen, auf lebenden Blättern vorkommenden Arten; sehr häufig: *Ph. graminis* auf Gräsern und Cyperaceen.

3. **Sphaeriineae.** (Abb. 144.) Fruchtkörper abgerundet, mit deutlicher Mündung; Peridie deutlich, meist dunkel gefärbt, häutig, lederig bis kohlig, nie fleischig; frei dem Substrate aufsitzend oder mehr minder deutlich eingesenkt, mit oder ohne Stroma.

Artenreichste Unterordnung, parasitisch oder saprophytisch auf pflanzlichen Substraten, insbesondere in außerordentlicher Mannigfaltigkeit auf abgestorbenen Pflanzenteilen. Die Unterordnung umfaßt eine ganze Reihe von Familien, die allmählich von einfachsten bis zu hochdifferenzierten Stromaformen aufsteigen. Hier seien nur einige der häufigsten Arten genannt. Auf Exkrementen pflanzenfressender Tiere sind verbreitet Arten der Gattungen *Sordaria* (Sporen einzellig) und *Sporormia* (Sporen mehrzellig) mit einfachen stromalosen Fruchtkörpern; *Chaetomium*-Arten mit ebensolchen, aber dicht mit langen Haaren bekleideten Fruchtkörpern. — Auf abgestorbenem Holz und Rinde Arten der Gattungen *Leptospora*, *Rosellinia*, *Melanomma*, deren stromalose, einfache Fruchtkörper kurze papillenförmige Mündungen besitzen; Arten der Gattungen *Ceratostoma*, *Cerasosphaeria* mit ebensolchen, aber langgeschnäbelten Fruchtkörpern; *Cucurbitaria* mit in dichten Gruppen einem Stroma frei aufsitzenden Fruchtkörpern; *Lophiostoma* mit Fruchtkörpern, deren Mündungen seitlich zusammengedrückt sind. — Auf abgestorbenen Blättern und krautigen Stengeln Arten der Gattungen *Guignardia*, *Mycosphaerella*, *Didymella*, *Didymosphaeria*, *Metasphaeria*, *Leptosphaeria*, *Pleospora* (sehr häufig *P. herbarum*) (Abb. 144, Fig. 4–5). *Gnomonia* mit einfachen, stromalosen, in das Nährsubstrat eingesenkten und nur mit der Mündung vor-

Abb. 144. (Vgl. S. 213.) **Sphaeriineae.** — Fig. 1–3. *Gnomonia erythrostoma*. Fig. 1 Vertrocknetes Kirschbaumblatt mit Fruchtkörpern, nat. Gr.; Fig. 2 Längsschnitt durch ein Perithecium, 260fach vergr.; Fig. 3 Sporen, 350fach vergr. — Fig. 4–5. *Pleospora herbarum*. Fig. 4 Stengel mit Fruchtkörper in nat. Gr.; Fig. 5 vergr. — Fig. 6–7. *Hypoxyylon coccineum*. Fig. 6 einige Stomata, nat. Gr.; Fig. 7 ein Ascosporenstroma *b* und ein Konidienstroma *a* im Längsschnitte, *c* Rand des Myceliums, 11fach vergr. — Fig. 8 Schlauch mit Sporen und Fig. 9 Konidienträger von *Hypoxyylon fuscum*; 350fach vergr. — Fig. 10–13. *Xylaria Hypoxyylon*. Fig. 10 Stroma mit Konidien *a* und Peritheecien *b*, nat. Gr.; Fig. 11 Konidienträger, 350fach vergr.; Fig. 12 Schlauch; Fig. 13 Spore, 350fach vergr. — Fig. 14. *Xylaria polymorpha*, *a* ganze Stomata, *b* ein einzelnes im Längsschnitte; nat. Gr. — Fig. 15–17. *Valsa nivea*. Fig. 15 vom Pilze befallenes Rindenstück bei 20facher Vergr., *b* Stroma mit Peritheecien, *a* mit Konidien; Fig. 16 Durchschnitt durch ein Stroma, *a* Konidien, *b* Peritheecien, 20fach vergr.; Fig. 17. Schläuche mit Paraphysen, 380fach vergr. — Fig. 1–3 nach Frank, 4 u. 5, 8, 9, 11–14 nach Lindau, 6, 7, 10, 15–17 nach Tulasne.



ragenden Peritheecien. — Eine Reihe meist holzbewohnender Familien ist durch feste, meist dunkelgefärbte Stromata, in die die Peritheecien eingesenkt sind, gekennzeichnet; dabei ist das Stroma entweder mit dem Substrate so innig verbunden, daß eine Abgrenzung schwer möglich ist, wie bei den Gattungen *Valsa*, *Cryptospora* u. dgl. oder das Stroma hat größere Selbständigkeit und hebt sich vom Substrate deutlich ab. Derartige Gattungen mit warzenförmigem oder scheibenförmigem Stroma sind z. B. *Diatrype*, *Diatrypella*, *Nummularia*, *Ustulina*, *Hypoxyton* (Abb. 144, Fig. 8–9), während bei *Xylaria* (häufige Arten: *X. polymorpha*, *X. Hypoxylon*) das Stroma sich stielartig über das Substrat erhebt und in einem verdickten oder verzweigten Endteile die Peritheecien trägt vgl. Abb. 144). *X. nigripes* u. a. auf Waben von Termitenbauten⁴⁴⁾ im trop. Asien (Abb. 145).

Von parasitischen Formen sind einige auf Flechten lebende Gattungen, wie *Phacidia* und *Tichothecium* erwähnenswert, dann *Gnomonia erythrostoma*, welche auf den Blättern der Kirschbäume auftritt und bei massenhaftem Vorkommen schädigend wirken kann (vgl. Abb. 144, Fig. 1–3), ferner *Venturia pirina* und *V. inaequalis* (Konidienform: *Fusicladium*), Ursache der Schorfkrankheit auf Birne u. Apfel, *Guignardia Bidwellii*, die

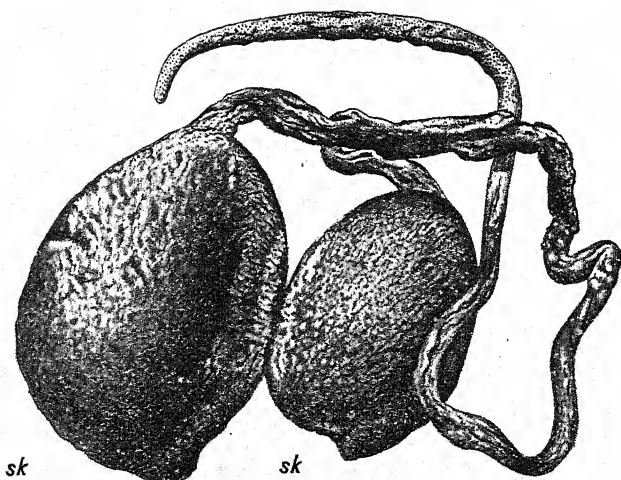


Abb. 145. *Xylaria nigripes*, ein in Termitenbauten zur Entwicklung kommender Pilz mit zwei Sklerotien sk. — Nat. Gr. — Nach Höhnelt.

Ursache der „Schwarzfäule“ oder „Black-rot“-Krankheit, *Charrinia Diplodiella*, Ursache der „Weißfäule“ („White-rot“) der Trauben, endlich verursachen *Mycosphaerella Fragariae* die Fleckenkrankheit der Erdbeerblätter, *M. sphaerospermum* (Konidienf.: *Phoma Betae*), die Herzfäule der Zuckerrübe, *Leptosphaeria Napi* (Konidienf.: *Alternaria Brassicae*) die Schwärze der Kohlgewächse u. a. m.

7. Ordnung. **Laboulbeniales**⁴⁵⁾. (Abb. 146.) Eine sehr merkwürdige, bezüglich der systematischen Stellung noch nicht klare Gruppe von Ascomy-

⁴⁴⁾ Über die in Termitenbauten überhaupt vorkommenden Pilze vgl.: Doflein F., Die Pilzkulturen der Termiten. Verh. d. d. zool. Ges., 1905. — Petch T., The fungi in cert. Termite nests. Ann. Roy. Bot. Gard., III., 1906. — Höhnelt Fr. v. in Sitzungsber. d. Akad. Wien, CXVII. Bd., 1908.

⁴⁵⁾ Vgl. Peyritsch J., Üb. Vork. u. Biol. d. Laboulb. Sitzber. d. Wiener Akad., 1875. — Thaxter R., Contrib. tow. a monograph of the Laboulb. (Mem. of Americ. Acad. of Arts and Sc. Boston, 1896); Contrib. tow. a monogr., I. c., XIII., 1908; New Laboulb.,

ceten. Durchwegs parasitisch auf Insekten, besonders Käfern, welche an feuchten Standorten leben. Vegetative Mycelien sehr reduziert; der Fortpflanzung dienende Teile kleine fadenförmige oder fächerförmige, sehr regelmäßig gebaute Bildungen darstellend. Befruchtungsvorgang nach Typus III. Askogonien mit Trichogynen, welche vom Askogon durch eine Zelle (die trichophore Zelle) getrennt sind. Antheridien, welche Spermarien im Innern ausbilden (*Endogenae*) oder solche abschnüren (*Exogenae*). Manchmal ver-

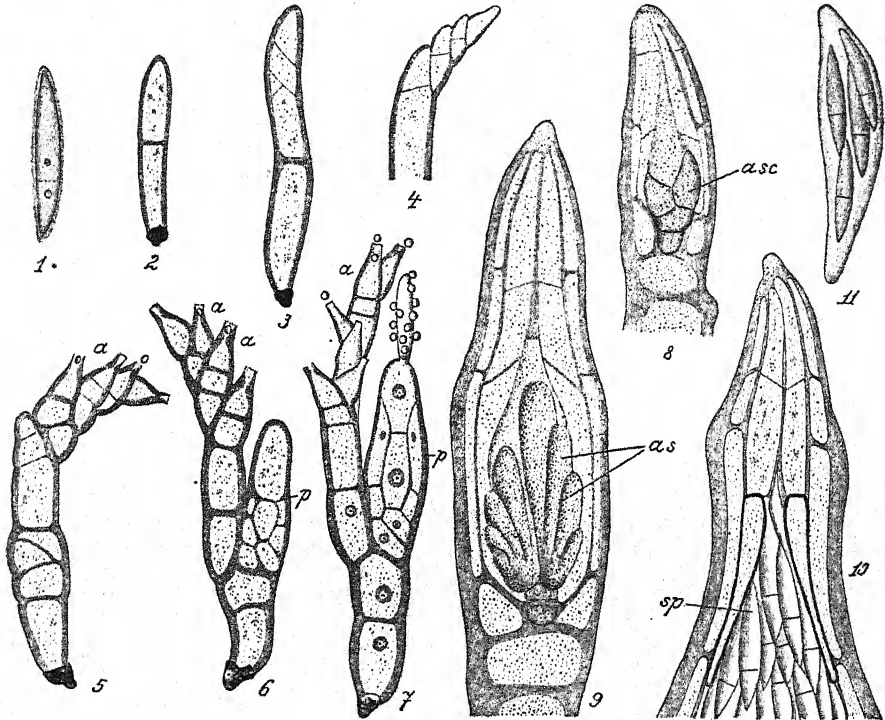


Abb. 146. *Laboulbeniales*. — Fig. 1–11. *Stigmatomyces Baeri*. Fig. 1 Spore; Fig. 2 Keimung; Fig. 3 u. 4 junge Individuen mit Antheridienanlagen; Fig. 5 Individuum mit 4 Antheridien; Fig. 6 dasselbe mit Anlage des Peritheciums *p*; Fig. 7 Befruchtungsvorgang; Fig. 8 u. 9 Entwicklung der Schläuche *as*; Fig. 10 oberer Teil eines reifen Peritheciums mit Sporen; Fig. 11 Schlauch. — Stark vergr.; nach Thaxter.

einigen sich mehrere Antheridien zu einem zusammengesetzten Antheridium. Nach der Befruchtung erfährt die Askogonzelle einige Teilungen, die schließlich zur Bildung eines Ascusbüschels führen.

chiefly dipteroph. American spec. Proc. Americ. Acad. of Arts and Sc., LII., 1917; New Laboulb. from Chile and N. Zeal., I. c., LIV., 1918; Extra-Amer. dipterophil. Laboulb., I. c., LIII., 1918. — Faull J. H., A. prelim. note on asc. and sporeform. in the L. Science, XXIII., 1906; The cytol. of *Lab. chaetophora* etc. Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Cépède C., Etude d. Lab. eur. Arch. Parasitol., XVI., 1914. — Maire R., Deux. contrib. à l'étude des Lab. de l'Afrique d. nord. Bull. soc. hist. nat. Afr. Nord, VII., 1916.

Einteilung nach Thaxter:

1. Gruppe: **Endogenae**. Spermastien entstehen endogen.

1. Familie: **Peyritsiellaceae**. Antheridien zusammengesetzt.

Dimorphomyces, *Haplomyces*, *Peyritsiella*, *Chitonomyces* u. a.

2. Familie: **Laboulbeniaceae**. Antheridien einfach.

Stigmatomyces, *Laboulbenia* u. a.

2. Gruppe: **Exogenae**. Spermastien entstehen exogen.

3. Familie: **Zodiomycetaceae**.

Zodiomyces.

Relativ häufigere europäische Arten: *Chitonomyces paradoxus* und *Ch. melanurus* auf Wasserkäfern, *Stigmatomyces Baeri* (Abb. 146) auf Fliegen, *Laboulbenia*-Arten u. a.

3. Unterklasse. **Basidiomycetes**⁴⁶⁾.

Mycelium stets kräftig entwickelt; vielzellig mit Spitzenwachstum. Sexuelle Fortpflanzung vorhanden, doch vielfach in sehr vereinfachter Form (Kernübertritt zwischen morphologisch gleichen Zellen). Charakteristische Fortpflanzung durch Sporen, welche in den meisten Formen von regelmäßig gestalteten Hyphenenden (Basidien) in bestimmter Anzahl (2—8) abgeschnürt werden. Die Basidien erfahren vor der Sporenbildung durch Quer- oder Längswände eine Teilung (Protobasidien) oder sie bleiben ungeteilt (Autobasidien, Abb. 147). Die Basidien entspringen direkt aus Sporen oder aus Mycelien; bei vielen Formen sind sie an bestimmten Teilen vielzelliger Fruchtkörper zu Fruchtschichten (Hymenien) vereinigt. Die Fruchtkörper bleiben bis zur Sporenreife geschlossen (angio-karp) oder sie sind offen (gymnokarp). Neben den Basidiosporen kommen häufig Konidien, insbesondere aber Chlamydosporen zur Entwicklung; Zoosporen fehlen. Saprophyten und Parasiten, nicht wasserbewohnend.

Die Basidiomyceten sind wohl nicht direkt von den in der Darstellung vorangehenden Ascomyceten abzuleiten; sie stellen eine den Ascomyceten parallele Entwicklungsreihe dar, die wohl auf ähnliche Urformen zurückzuführen ist.

Die Zellen der Basidiomyceten sind nur in den auf die Keimung der Basidiosporen folgenden Stadien einkernig, dann werden sie zweikernig und bleiben zweikernig bis zur Bildung der Basidie.

⁴⁶⁾ Vgl. außer der S. 173 zitierten allg. Literatur: Tieghem Ph. v., Sur la classific. d. Basid. Journ. de Bot., 1893. — Vuillemin P., Rem. s. l. aff. d. Basid. Journ. de Bot., 1893. — Dangeard P., La reprod. sex. d. champ. Le Bot., 1900. — Maire R., De l'util. d. donn. cytol. d. l. tax. des Bas. Bull. soc. bot. d. Fr., 1901; Rech. cytol. et taxon. s. l. Bas. Bull. d. l. Soc. myc. d. Fr., 1902. — Ruhland W., Zur Kenntn. d. intracell. Karyog. d. Basid. Bot. Zeitg., 1901. — Falck R., Die Sporenverbr. b. d. Basid. u. d. biol. W. d. Basidie. Beitr. z. Biol. d. Pfl., IX., 1904. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesg. I., 1907 u. d. dort zit. Lit. — Dufour L., Note s. l. classific. d. Basid. Rev. gen. d. Bot., XX., 1908. — Fries R. E., Zur Kenntn. d. Cytol. v. *Hygroph.* Sv. bot. Tidskr., Bd. 5., 1911. — Kniep H., Beitr. zur Kenntn. d. Hymenomyc. I—V. Zeitsch. f. Bot., V., 1913, VII., 1915, VIII., 1916, IX., 1917. — Juel H. O., Cytologische Pilzstudien. Nov. act. reg. soc. scient. Upsal., Ser. IV, Vol. 4, Nr. 6, 1916. — Bensaude M., Rech. s. l. cycle evol. d. Bas., Paris, 1918. — Hirmer H., Zur Kenntn. d. Vielkernigkeit der Autobas. Zeitschr. f. Bot., XII., 1920. — Lendner A., A. prop. d. Phétéroth. d. Copr. Bull. soc. bot. Genève, 1920.

In der Basidie erfolgt vor Bildung der Sporen Verschmelzung der beiden Kerne; (Abb. 147, Fig. 4); bei der Bildung der Sporen tritt die Reduktionsteilung (Fig. 5) ein.

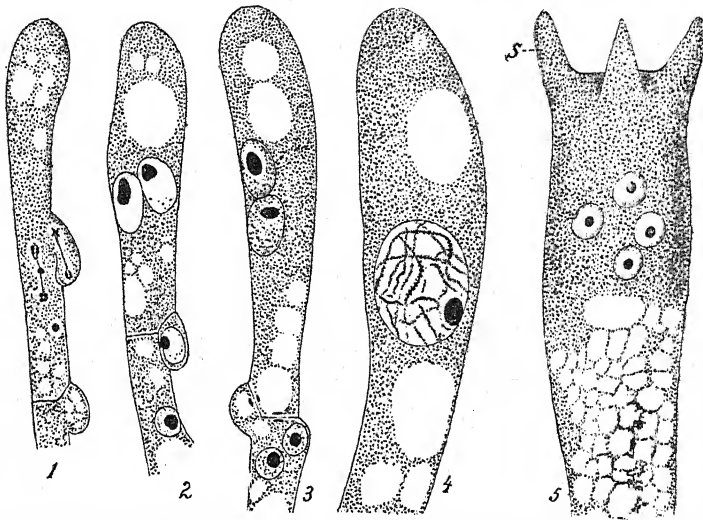


Abb. 147. Entwicklung der Basidie von *Armillaria mucida*; s Sterigmen. — Stark vergr. — Nach Kniep.

Wie bei Besprechung der Ascomocyten erwähnt wurde, erfolgt auch bei der Entstehung des Ascus Verschmelzung zweier Kerne, der sofort Reduktionsteilung folgt. Es kann daher (auch aus anderen Gründen) die Basidie als homolog dem Ascus betrachtet werden und der Unterschied zwischen Ascomyceten und Basidiomyceten liegt hauptsächlich darin, daß bei ersteren die Sporen endogen, bei letzteren exogen aus homologen Mutterzellen entstehen.

Dem Zweikernigwerden der Mycelzellen geht ein klarer Kopulationsvorgang voraus; die Zweikernigkeit bleibt erhalten durch einen Vorgang, der als „Schnallenbildung“ bezeichnet wird (Abb. 148, Fig. 7 bis 12) und außerordentliche Ähnlichkeit mit der „Hakenbildung“ der askogenen Hyphen der Ascomyceten (Abb. 148, Fig. 1—6) hat⁴⁷⁾.

Die regelmäßige Aufeinanderfolge von Geweben mit zweikernigen und einkernigen Zellen bei den Basidiomyceten kann als Ausdruck eines antithetischen Generationswechsels aufgefaßt werden. Es entsprechen die Gewebe der Basidiomyceten mit zweikernigen Zellen den Stadien der Ascomyceten, in denen die Zellen auch zweikernig sind (den askogenen Hyphen), also dem

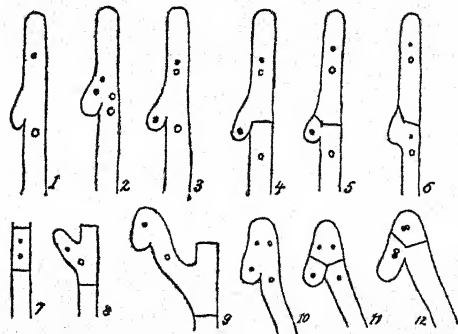


Abb. 148. Schematischer Vergleich der Schnallenbildung im Mycelium eines Basidiomyceten (Fig. 1 bis 6) mit der Hakenbildung an den askogenen Hyphen eines Ascomyceten (Fig. 7—12). — Nach Paravicini.

⁴⁷⁾ Über Fälle mit mehrkernigen Zellen vgl. Hirmer a. a. O. — Für die Sexualität vieler Basidiomyceten spricht der Umstand, daß sie heterothallisch sind.

Sporophyten. Während diese Generation bei den Ascomyceten geringe Entwicklung hat und die Hauptmasse des Pilzes (Mycelium und der größte Teil des Fruchtkörpers) der anderen Generation, dem Gametophyten, angehört, kehrt sich das Verhältnis bei den Basidiomyceten um, der größte Teil des Myceliums und der ganze Fruchtkörper ist bis zum Momente der Basidienbildung aus zweikernigen Zellen aufgebaut, der Gametophyt ist stark reduziert. Ab und zu vorkommende Fruchtkörper mit einkernigen Zellen kommen bei Ausfall des Geschlechtsaktes (Apogamie) vor.

1. Gruppe. **Hemibasidii.** Die Basidie (das Promycel) geht direkt aus einer Spore hervor. Fruchtkörper fehlen.

Die Stellung der Gruppe ist unklar; es kann sich um eine relativ ursprüngliche oder um eine im Zusammenhange mit dem Parasitismus stark vereinfachte Gruppe handeln. Vieles spricht für letzteres.

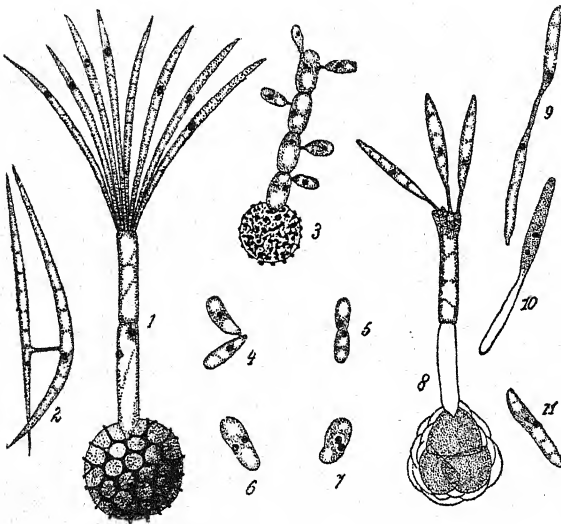


Abb. 149. *Ustilaginales*. — Keimung der Chlamydosporen, Promycel-Bildung und Kopulation der Sporidien. — Fig. 1 bis 2. *Tilletia Tritici*. — Fig. 3–7. *Ustilago marginalis*. — Fig. 8–11. *Urocystis Violae*. — Stark vergr. — Nach Paravicini.

1. Ordnung. **Ustilaginales**, Brandpilze. Es sind durchwegs Parasiten auf höheren Pflanzen; ihre Mycelien leben in den Geweben derselben, und zwar interzellulär, aber Haustorien in das Innere der Zellen treibend. Die Infektion der Wirtspflanze erfolgt oft sehr früh, in manchen Fällen schon zur Zeit der Samenbildung; das Mycelium wächst dann mit dem Wirt heran, um erst später in seiner Wirkung sichtbar zu werden⁴⁸⁾. In anderen Fällen erfolgt die Infektion erst bei der Keimung oder auf der erwachsenen Nährpflanze. An bestimmten Stellen der Wirtspflanze (Fruchtknoten, Stengelteilen, Antheren u. dgl.), welche zumeist deformiert werden, erfolgt massenhafte Ausbildung von Chlamydosporen, welche das zerstörte Gewebe als eine schwärzliche, rußartige Masse erfüllen („Brand“). Die Chlamydosporen erzeugen bei der Keimung eine kleine saprophytisch lebende Pflanze, bestehend aus einem kurzen Mycelfaden (Promycel), der Sporen (Sporidien) abschnürt. Diese Sporidien bilden ein neues parasitäres Mycel oder bilden (bei Keimung in Flüssigkeiten durch hefeartige Sprossungen) Konidien.

⁴⁸⁾ Über Infektion etc. vgl.: Vuillemin P., S. l. eff. d. paras. de l'*Ustil. anth.* Compt. rend. de l'acad., Paris 1891. — Brefeld O. u. Falck R., Die Blüteninf. b. d. Brandpilz. in Brefeld, Unters. a. d. Ges.-Geb. d. Myk., XIII, 1905. — Hecke L., Zur Theorie d. Blüteninf. des Getr. Ber. d. d. bot. Ges., XXIII, 1905.

Die Sporidien, sowie die Zellen der aus ihnen hervorgehenden Mycelien sind einkernig, die Zellen der später gebildeten Mycelien, speziell die parasitischen sind zweikernig. Der Übergang von der Ein- zur Zweikernigkeit erfolgt durch Kopulation der Sporidien (Abb. 149, Fig. 1–12) oder von Zellen der einkernigen Mycelien. Die Vereinigung der beiden Kerne erfolgt in der Chlamydospore, die Reduktionsteilung vor der Sporidienbildung⁴⁹⁾.

1. Familie. *Ustilaginaceae*. Promycel mehrzellig, aus allen Zellen Sporidien meist seitlich abschnürend (Abb. 149, Fig. 3).

Zahlreiche Arten erwähnenswert als Parasiten auf Kulturpflanzen, die ihre Chlamydosporen in bestimmten Teilen derselben bilden, so: *Ustilago Avenae* (Abb. 150, Fig. 4) und *U. laevis* in den Infloreszenzen des Hafers, *U. nuda* und *U. Hordei* (= *U. Jensenii*) in jenen der Gerste, *U. Tritici* (Flug- oder Staubbrand des Weizens) (Abb. 150, Fig. 1) auf Weizen, *U. Secalis* auf Roggen. *U. Maydis* (Abb. 150, Fig. 3) „Beulenbrand“ erzeugt auf

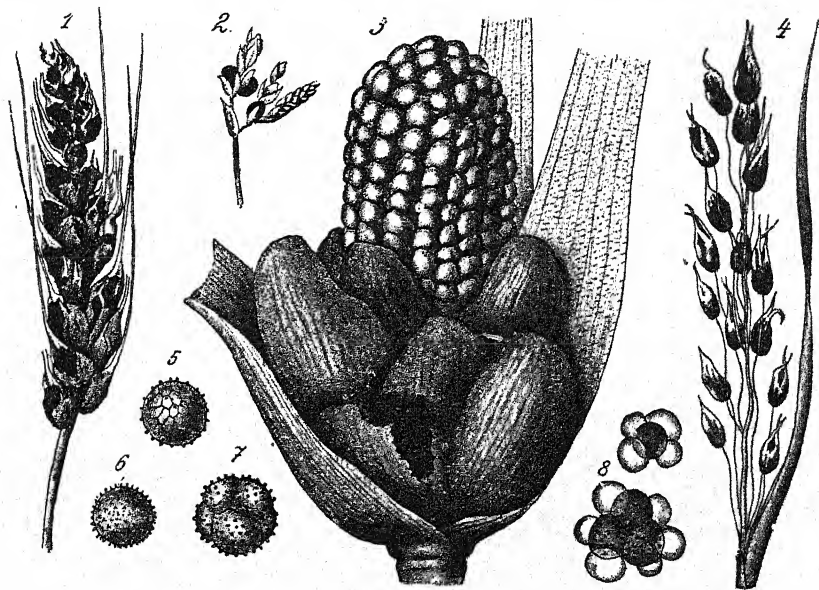


Abb. 150. *Ustilaginales*. — Fig. 1. *Ustilago Tritici*; nat. Gr. — Fig. 2. *Cintractia Caricis*; nat. Gr. — Fig. 3. *Ustilago Maydis*; nat. Gr. — Fig. 4. *Ustilago Avenae*; nat. Gr. — Fig. 5 u. 6. Sporen von *Ustilago*-Arten. Fig. 7 von *Sorosporium*, Fig. 8 von *Urocystis*; stark vergr. — Original.

der Maispflanze, besonders in den weiblichen Infloreszenzen große Brandbeulen, welche in manchen Gegenden unreif verzehrt werden. *U. Sorghi* und *U. Reiliana* in den Infloreszenzen von *Sorghum*, *U. Panicis miliacei* in jenen der Hirse. Stark brandiges Getreide kann beim Verfüttern an Tiere Krankheiten hervorrufen. Bekämpfung der Pilze durch Beizen des Saatgutes mit Kupfervitriollösung, Formaldehyd oder dem Quecksilberpräparat „Uspulun“ oder durch Behandlung desselben mit auf 55° C erwärmtem Wasser. Viele Arten der Gattung *Ustilago* (Sporen einzeln) und *Sorosporium* (Sporen zu Ballen vereinigt) auf den verschiedensten Nährpflanzen. Manche rufen gallenartige Hypertrophien hervor; *U. violacea* bringt die sonst rückgebildeten Staubblätter der ♀ Blüten von *Melandryum album* zur Entwicklung, um sie dann zu zerstören.

⁴⁹⁾ Rawitscher F., Beitr. z. Kenntn. d. Ustil. Zeitschr. f. Bot., 4. Bd., 1912; Zur Sexualität der Brandpilze. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXII, 1914. — Paravicini E., Unters. d. Zellk. d. Brandpilze. Ann. myc., XV., 1917 u. die dort zitierte Literatur.

2. Familie. *Tilletiaceae*. Promycel einzellig, nur am Scheitel Sporidien abschnürend (Abb. 149, Fig. 1 und 2).

Parasiten auf Kulturpflanzen: *Tilletia* (Sporen einzeln); *T. Tritici* und *T. laevis*, der Stein- oder Stinkbrand des Weizens, in den Fruchtknoten desselben, die erstere vorherrschend in Europa, letztere in Nordamerika; *T. Secalis* in den Roggenkörnern; *Urocystis* (Sporen in Ballen, Abb. 150, Fig. 8) *occulta* in den Blattscheiden und Infloreszenzen des Roggens, *U. cepulae* in den Zwiebeln und Blättern von *Allium*-Arten, *U. Violae* in Blättern von Veilchenarten u. a.

2. Ordnung. *Uredinales*⁵⁰), Rostpilze. (Abb. 151—155.) Durchwegs Parasiten auf höheren Pflanzen. Mycelium reich entwickelt, im Innern der

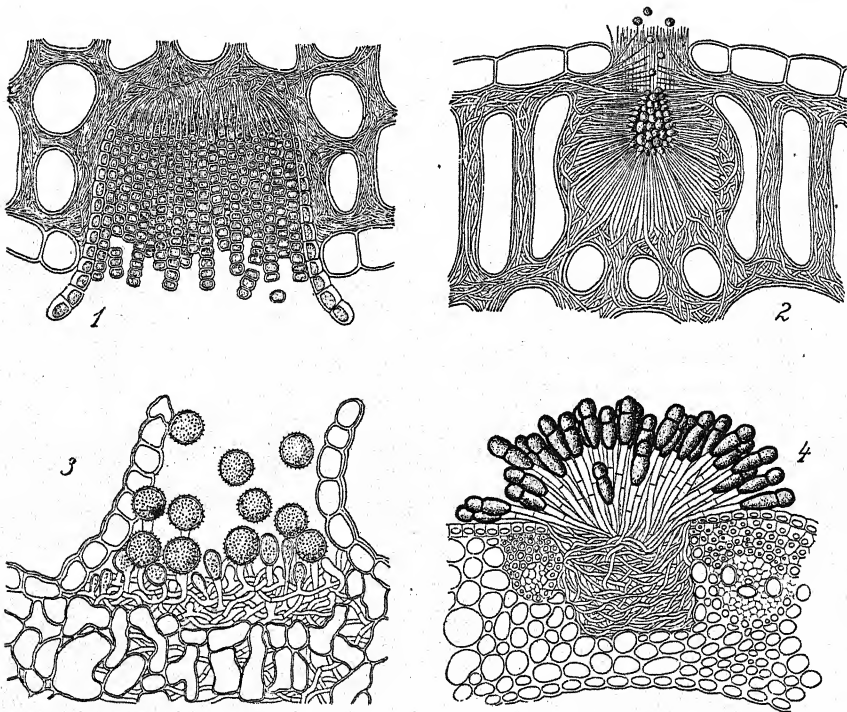


Abb. 151. Schematische Darstellung der 3 aus den parasitischen Mycelien einer *Puccinia* hervorgehenden Sporenformen und der Spermatienbildung. — Fig. 1. Äcidium mit Äcidiosporen. — Fig. 2. Spermatogonium mit Spermatien. — Fig. 3. Uredosporen. — Fig. 4. Teleutosporen. — Original.

⁵⁰) Vgl. Klebahn H., Die wirtswechselnden Rostpilze, 1904, mit vollständ. Literaturverzeichnis bis 1904. — Holden R. J. and Harper R. A., Nucl. divis. and nucl. fus. in *Coleosp.* Transact. Wisconsin Acad., XIV., 1903. — Sydow P. et H., Monogr. Uredin., Vol. I., 1904; Vol. II., 1910; Vol. III., 1915. — Blackman V. H., On the fert., altern. of gen. etc. of the Ured. Ann. of Bot., XVIII., 1904; Blackman and Fraser H. C., Furth. stud. on the sex. of the Ured. I. c., XX., 1906. — Tischler G., Kurz. Ber. üb. d. v. Eriksson u. mir ausg. Unters. üb. d. veget. Leb. d. Gelbrostes. Biol. Zentralbl., 1904. — Dietel P., Monogr. d. Gattg. *Ravenelia*. Beih. bot. Zentralbl., XX., 1906. — Alpine D. Mc., The Rusts of Austral. Melbourne 1906. — Fischer E., Entw. Unters. üb. Rostpilze. Beitr. z. Krypt.-Flora

Nährpflanze, und zwar interzellulär, nicht selten mit Haustorien. Fortpflanzung durch Chlamydosporen und Sporidien (= Basidiosporen). Die Chlamydosporen entstehen in eigenen, gewöhnlich aus der oder durch die Epidermis der Wirtspflanze hervorbrechenden Lagern und kommen in mehreren, insbesondere durch ihr biologisches Verhalten verschiedenen Formen vor, die man als Äcidiosporen, Uredosporen und Teleutosporen bezeichnet (vgl. Abb. 151). Die Äcidiosporen sind stets einzellig, meist orangerot und werden in eigenen, becher- oder flaschenförmigen, oft von einer sterilen Wand („Pseudoperidie“) umgebenen Lagern (Äcidium) in Reihen gebildet. Die Uredosporen sind einzellig, rostgelb oder braun, werden zumeist nicht in Reihen gebildet und kommen in nicht umhüllten Lagern zur Ausbildung. Äcidiosporen und Uredosporen keimen mit Keimschläuchen, welche sogleich wieder in entsprechende Wirtspflanzen eindringen können. Die Teleutosporen zeigen die mannigfaltigsten Formen; sie sind ein- bis mehrzellig, meist dunkel gefärbt, kommen einzeln oder in Reihen, in unbehüllten oder mit Pseudoperidie umgebenen Lagern zur Ausbildung. Bei der Keimung bilden sie saprophytisch oder von Reservestoffen lebende Keimschläuche (Promycelium). Letztere werden durch Querwände in je 4 Zellen geteilt, von denen jede eine Konidie (Sporidie) abschnürt (Abbildung 152).

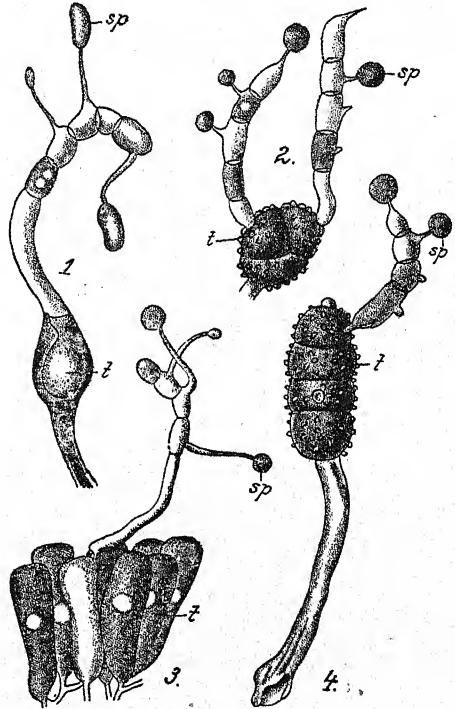


Abb. 152. Uredinales. Keimende Teleutosporen verschiedener Gattungen. Bei der Keimung entstehen Promycelien, welche 4 Zellen abgliedern, deren jede eine Konidie abschnürt. — Fig. 1. Von *Uromyces Fabae*, 460fach vergr. — Fig. 2. Von *Triphragmium Ulmariae*; 370fach vergr. — Fig. 3. Von *Melampsora betulina*; 370fach vergr. — Fig. 4. Von *Phragmidium Rubi*; 370fach vergr. — *t* Teleutospore, *sp* Konidie (Sporidie). — Nach Tulasne.

In bezug auf das Auftreten dieser Sporenkategorien lassen sich große Verschiedenheiten beobachten. Es gibt Uredineen, bei welchen alle Formen sich finden; die Ausbildung der

d. Schweiz, I. 1., Die Uredineen d. Schw., a. a. O., II. 2. — Eriksson J., Der heutige Stand d. Mycoplasmafrage. Zeitschr. f. d. Ausb. d. Entw.-Lehre. I., 1907; Das Leben d. Malvenrostpilzes, K. Sv. Vetensk. Akad. Handl. Bd. 62, Nr. 5, 1921. — Über die Literatur seit 1909 berichtet E. Fischer fortlaufend in Sammelreferaten in der Zeitschr. f. Bot.

Teleutosporen schließt die Vegetationsperiode ab, worauf die Promycelien im nächsten Frühjahr aus den überwinternden Teleutosporen entstehen. Bei anderen Arten können Sporenformen mit Ausnahme einer Art von Chlamydosporen und der Sporidien fehlen. Bei vielen Arten, die mehrere Sporenkategorien aus dem parasitischen Mycelium ausbilden, kommen sämtliche auf derselben Nährpflanze zur Entwicklung (autöcische Uredineen), bei anderen findet ein Wirtswechsel statt (heteröcische Uredineen).

Zumeist gleichzeitig mit den Äcidiosporen entwickeln sich in eigenen, den Äcidien ähnlichen, meist orangegelb gefärbten Behältern (Spermatogonien oder Pykniden) an der Oberfläche der Nährpflanzen die Spermastien (oder Pyknokonidien), welche an den Enden dünner Hyphen abgeschnürt werden, aber — soweit bekannt — nicht als Fortpflanzungsorgane fungieren (reduzierte Konidien?), Abb. 151, Fig. 2.

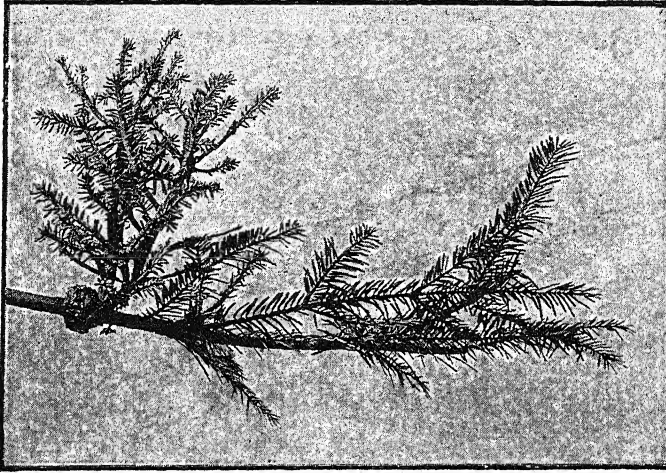


Abb. 153. „Hexenbesen“ auf der Tanne, hervorgerufen durch das Äcidium von *Melampsorella caryophyllacearum*; verkleinert. — Nach Tubeuf.

Je nach Vorhandensein oder Fehlen der genannten Sporenformen unterscheidet man mehrere Typen von Uredineen. Eine Übersicht gibt die folgende Zusammenstellung (nach Fischer) in welcher S Spermastien, I Äcidio-, II Uredo- und III Teleutosporen bedeutet:

<i>Eu-Uredineae</i>	S	I	II	III	<i>Katapsi-Uredineae</i>	—	I	—	III
<i>Kata-Uredineae</i>	—	I	II	III	<i>Hemi-Uredineae</i>	—	—	II	III
<i>Brachy-Uredineae</i>	S	—	II	III	<i>Mikro-Uredineae</i>	—	—	—	III
<i>Hypo-Uredineae</i>	S	—	—	III	<i>Endo-Uredineae</i>	S	I	—	—
<i>Opsi-Uredineae</i>	S	I	—	III					

Die Sporidien sowie die aus ihnen entstehenden Mycelien haben einkernige Zellen (Abb. 154, Fig. 1); die Äcidiosporen, die Uredosporen, sowie die Zellen der Mycelien, welche Uredo- und Teleutosporen bilden, sind zweikernig (Fig. 2 bis 7); die Teleutosporenzellen sind anfangs zweikernig (Fig. 5) und werden dann durch Verschmelzung der beiden Kerne

einkernig (Fig. 8). Die Teleutosporenzellen verhalten sich demnach wie die Basidien der übrigen Basidiomyceten und sind diesen homolog. Die ersten zweikernigen Zellen, die im Entwicklungsgange einer Uredinee auftreten, sind die Äcidiosporen (bei Arten, welche keine Äcidiosporen haben, die ersten Chlamydosporen), die durch Verschmelzung zweier

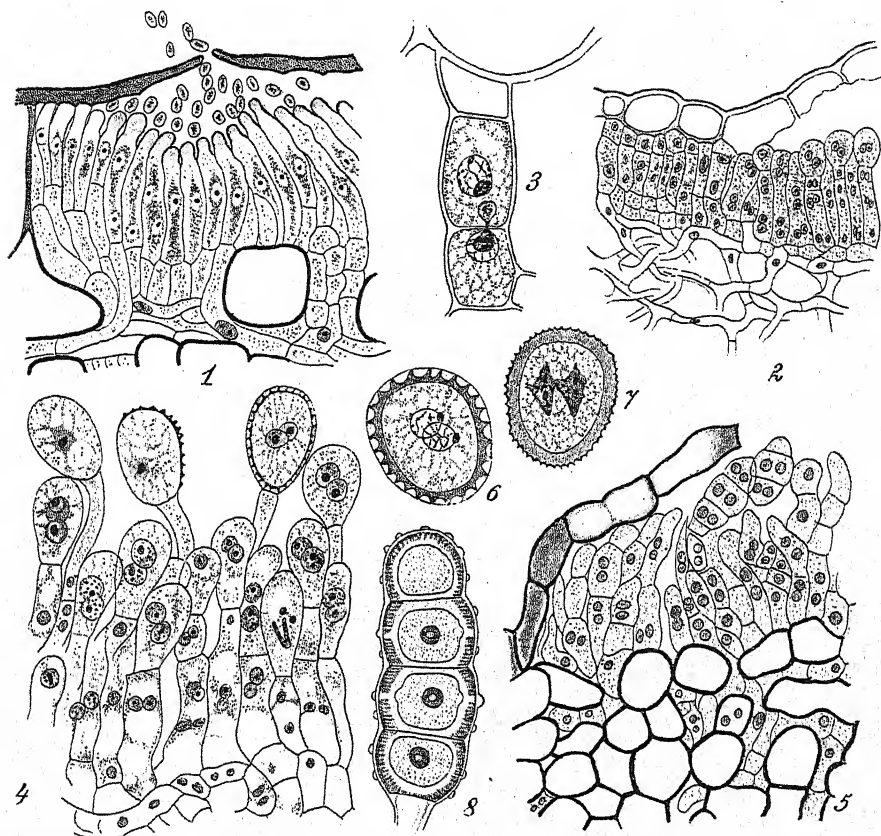


Abb. 154. Darstellung der Bildung der Sporen einer Uredinee (*Phragmidium violaceum*) und des Baues der Mycelien. — Fig. 1. Durchschnit durch ein Spermatogonium; die Zellen des Myceliums sind einkernig. — Fig. 2. Durchschnit durch ein Äcidium; die Mycelzellen sind einkernig, die jungen Äcidiosporen zweikernig. — Fig. 3. Zellenfusion vor der Äcidiosporenbildung; der in der Figur dargestellte Fall der Kopulation zweier übereinander stehender Zellen ist der seltenere, in der Regel kopulieren zwei nebeneinander stehende Zellen. — Fig. 4. Uredosporenbildung; Mycelzellen und Sporen zweikernig. — Fig. 5. Teleutosporenbildung; Mycelzellen und junge Sporenzellen zweikernig. — Fig. 6. Äcidiospore, zweikernig. — Fig. 7. Uredospore, zweikernig. — Fig. 8. Teleutospore, Zellen einkernig. — Stark vergr. — Nach Blackman.

Zellen entstehen⁵¹⁾. Diese Zellverschmelzung ist der Kopulation einkerniger Zellen bei den *Ustilaginales* und bei den anderen Basidiomyceten vergleichbar.

⁵¹⁾ Über die Details der Vorgänge vgl. die zitierte Abhandl. von Blackman, ferner Christman A. H., Sexual reprod. of the Rusts. Bot. Gaz., XXXIX., 1905.

Die Uredineen gehören zu den verbreitetsten und häufigsten Parasiten der höheren Pflanzen. Bei stärkerem Auftreten bewirken sie stets eine Schädigung der Wirtspflanze. Manche Uredineen rufen auffallende Deformationen an den letzteren hervor, so z. B. „Hexenbesenbildung“ (*Äcidium* von *Melampsorella Caryophyllacearum* auf der Tanne, vgl. Abb. 153; *Äcidium* von *Puccinia Arrhenatheri* auf *Berberis vulgaris*, *Äcidium* von *Cronartium ribicolum* auf *Pinus Strobus* etc.), Verbreiterung der Laubblätter (z. B. *Äcidium* von *Uromyces Pisi* auf *Euphorbia Cyparissias*, *Gymnosporangium Nidus avis* auf *Juniperus virginiana* etc.). Genuß stark rostigen Futters ist für viele Haustiere schädlich; dagegen werden die durch *Aecidium esculentum* stark deformierten Sprosse von *Acacia eburnea* in Indien gegessen.

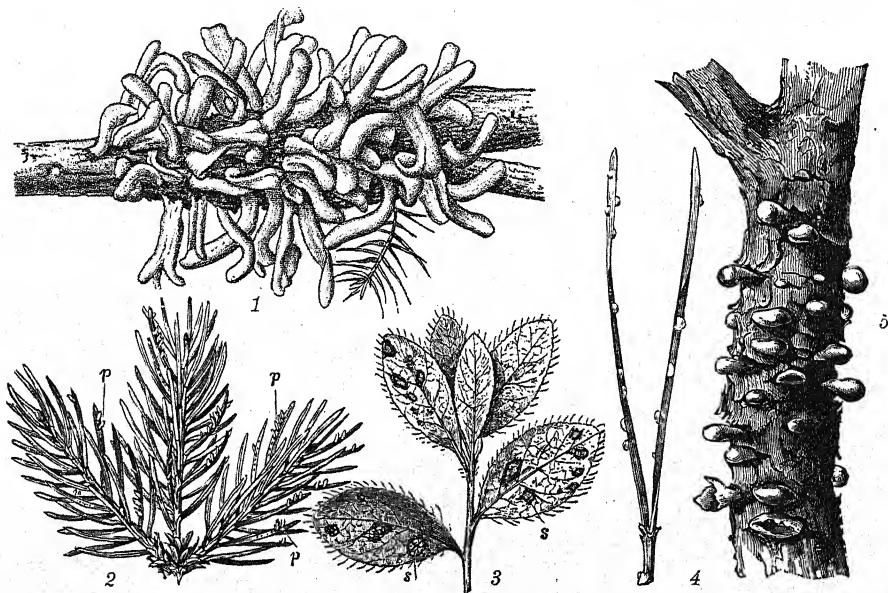


Abb. 155. Uredinales. — Fig. 1. *Gymnosporangium*, Teleutosporenlager auf *Juniperus communis*. — Fig. 2 u. 3. *Chrysomyxa Rhododendri*. Fig. 2 Äcidien *p* auf Fichtenblättern: Fig. 3 Teleutosporenlager auf den Blättern von *Rhododendron hirsutum*. — Fig. 4. Äcidien von *Coleosporium Senecionis* auf den Blättern von *Pinus silvestris*. — Fig. 5. Äcidien von *Cronartium asclepiadeum* auf einem Aste von *Pinus silvestris*. — Alle Figuren etwas verkleinert. — Original.

Bekämpfung der Uredineen schwierig, da chemische Mittel meist versagen; eventuell durch Ausrottung von Zwischenwirten, bei den Getreiderostpilzen hauptsächlich durch Anbau rostwiderstandsfähiger Sorten.

Bei wirtswechselnden Formen kann niemals die Teleutosporennährpflanze direkt durch Sporidien infiziert werden, dagegen kann eine Infizierung derselben durch überwinterte Uredosporen erfolgen. Häufig überdauern Uredineen in Rhizomen oder Stammteilen, so daß sie alljährlich auf den befallenen Pflanzen auftreten können. Eriksson vertritt seit langem die Ansicht, daß die Uredineen in den Zellen der Nährpflanzen in Form von membranlosen Zellen sich finden (Mykoplasma-Theorie).

1. Familie. **Pucciniaceae**. Teleutosporen gestielt, zu mehr oder minder lockeren Lagern vereinigt.

Gymnosporangium (Abb. 155, Fig. 1). Teleutosporen zweizellig, zu gallertigen oder knorpeligen Lagern vereinigt. Teleutosporenlager durchwegs auf Cupressineen, Äcidien

(ehedem *Roestelia*), soweit bekannt, auf Pomoideen. Gefährliche Schädiger von Obstkulturen: *G. tremelloides* (Teleutosporen auf *Juniperus communis*, *Äcidium* auf dem Apfelbaum, *Sorbus aucuparia*, *S. Aria*, *S. torminalis*, *Amelanchier*), *G. Sabinae* (*Juniperus Sabina* — Birnbaum, „Gitterrost“), *G. clavariaeforme* (*Juniperus communis* — diverse Pomoideae). — *Hemileia* (Teleutosporen einzellig) *vastatrix*, gefährlicher Parasit auf *Coffea arabica*. — *Uromyces* (Teleutosporen einzellig); *U. Pisi*, Uredo- und Teleutosporen auf der Erbse und anderen Papilionaceen, *Äcidium* auf *Euphorbia Cyparissias* und *E. Esula*; *U. Fabae* auf *Vicia*-Arten, *U. Trijoli* auf Klee, *U. appendiculatus* auf *Phaseolus*, *U. Betae* auf *Beta vulgaris* u. a. — *Puccinia* (Teleutosporen zweizellig). Heteröcisch: *P. graminis* auf Gramineen (*Äcidien* auf *Berberis* und *Mahonia*), *P. coronata* auf Gramineen (*Äcidien* auf *Rhamnus Frangula*), *P. Phragmitis* auf dem Schilfrohr (*Äcidien* auf Polygonaceen), *P. Caricis* auf *Carex* (*Äcidien* auf *Urtica*), *P. dispersa* auf *Secale* (*Äcidien* auf *Anchusa*), *P. Symphyti-Bromorum* auf *Bromus* (*Äcidien* auf Boraginaceen) u. a.⁵² Neuere Untersuchungen⁵³ haben ergeben, daß manche dieser Arten — wie bei den Uredineen überhaupt — Sammelarten sind, welche aus mehreren morphologisch wenig verschiedenen, aber verschiedenen Nährpflanzen angepaßt und nur auf diesen vorkommenden Formen bestehen, so z. B. *P. graminis*, welche die Formen *Secalis*, *Triticis*, *Avenae*, *Airae*, *Agrostidis*, *Poae* u. a. umfaßt (Spezialisierung des Parasitismus, Artenbildung durch direkte Anpassung an das Ernährungssubstrat). Autöcische Arten: *P. Pruni* auf *Prunus domestica*, auf Pfirsich und Aprikose, *P. Allii* und *P. Porri* auf *Allium*-Arten, *P. Asparagi* auf dem Spargel, *P. Malvacearum* auf Malvaceen u. a. m. — *Phragmidium* (Teleutosporen mit 3 und mehr in einer Reihe stehenden Zellen, vgl. Abb. 152, Fig. 4): *P. Rubi idaei* auf der Himbeere, *P. violaceum* auf Brombeersträuchern, *P. subcorticium* auf *Rosa*. — *Triphragmium* (Teleutosporen mit drei nicht in einer Reihe stehenden Zellen, vgl. Abb. 152, Fig. 2): *T. Ulmariae* auf *Filipendula Ulmaria*. — *Ravenelia* (Teleutosporen zu Köpfchen vereinigt) auf tropischen Euphorbiaceen und Leguminosen. — Von vielen *Äcidien* und Uredostadien ist die Zugehörigkeit zu bestimmten Arten noch nicht bekannt, weshalb sie vorläufig unter den provisorischen Gattungsnamen *Aecidium*, *Caeoma* (ohne Pseudoperidie), *Uredo* figurieren.

2. Familie. **Endophyllaceae**. Teleutosporen nicht gestielt, in längeren, später in Einzelsporen zerfallenden Reihen gebildet, äcidiosporenähnlich; die Lager von Pseudoperidie umgeben.

Endophyllum. — *E. Sempervivi* auf Crassulaceen.

3. Familie. **Melampsoraceae**. Teleutosporen ungestielt, zu flachen oder polsterartigen Lagern oder aufrechten Säulen, also fruchtkörperähnlichen Bildungen fest verbunden.

Chrysomyxa (Teleutosporenlager polsterartig, die Epidermis der Wirtspflanze durchbrechend, Teleutosporen in Reihen gebildet): *Ch. Rhododendri* (Teleutosporen auf *Rhododendron*, *Äcidien* auf der Fichte, Abb. 155, Fig. 2 und 3), *Ch. Ledii* (Teleutosporen auf *Ledum*, *Äcidien* auf der Fichte). — *Cronartium* (Teleutosporenlager säulenförmig, die Epidermis durchbrechend, Teleutosporen in Reihen, *Äcidien* blasenförmig): *C. asclepiaderum*, Teleuto-

⁵²) Übersicht der auf den Zerealien vorkommenden *Puccinia*-Arten:

<i>P. graminis</i> , „Schwarzrost“	<i>Äcidien</i> auf <i>Berberis</i> .
<i>P. dispersa</i> , „Roggenbraunrost“	„ „ <i>Anchusa</i> und <i>Lycopsis</i> .
<i>P. triticea</i> , „Weizenbraunrost“	„ „ ?
<i>P. simplex</i> , „Zwergrost“	„ „ <i>Ornithogalum umbellatum</i> .
<i>P. glumarum</i> , „Gelbrost“	„ „ ?
<i>P. coronata</i> , „Kronenrost“	„ „ <i>Rhamnus Frangula</i> .
<i>P. coronifera</i> , „Haferkronenrost“	„ „ <i>Rhamnus cathartica</i> .

⁵³) Vgl. Eriksson J., in Ber. d. deutsch. botan. Ges., XV., S. 183 (1897). — Klebahn H., Die wirtswechselnden Rostp., 1904. — Eriksson J., Neue Stud. üb. d. Spezialis. d. grasbewohn. Kronenrostarten. Ark. f. Bot., VIII., 1908.

sporen u. a. auf *Cynanchum*, *Äcidium* („Blasenrost“ auf der Borke von *Pinus silvestris* (früher *Peridermium Pini*, Abb. 155, Fig. 5), *C. ribicolum*, Teleutosporen auf *Ribes*, Äcidien auf *Pinus Strobus* und verwandten Arten. — *Melampsora* (Teleutosporenlager krusten-

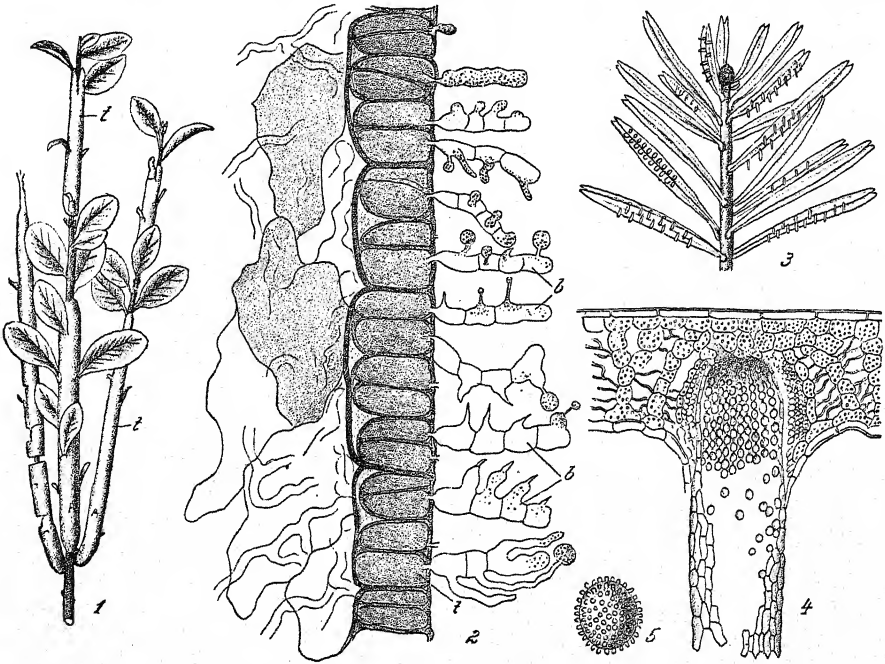


Abb. 156. *Melampsoraceae*. *Calyptospora Goeppertiuna*. — Fig. 1. Sproß von *Vaccinium Vitis idaea* mit Teleutosporenlagern *t*; nat. Gr. — Fig. 2. Teleutosporenlager; 420fach vergr.; *t* Teleutosporen, *b* Promycelien. — Fig. 3. Zweig von *Abies alba* mit Äcidien; nat. Gr. — Fig. 4. Durchschnitt durch ein Äcidium; schwach vergr. — Fig. 5. Äcidiospore; 420fach vergr. — Nach Hartig.

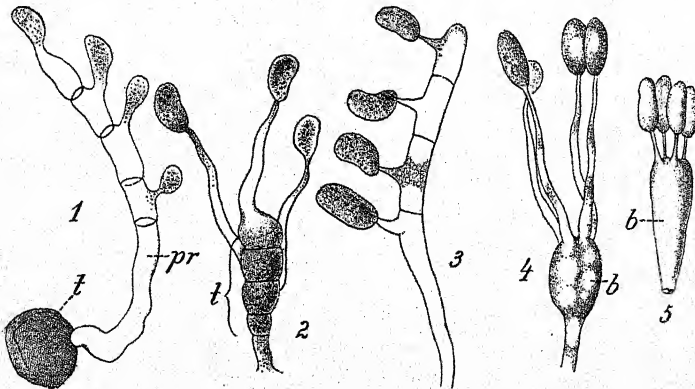


Abb. 157. Schematische Darstellung der Homologie zwischen den keimenden Teleutosporen der *Uredinales* (Fig. 1–2; Fig. 1 *Endophyllum Euphorbiae silvaticae*, Fig. 2 *Coleosporium Sonchi*) und den Basidien der *Auriculariales* (Fig. 3), der *Tremellales* (Fig. 4) und der *Autobasidii* (Fig. 5). *t* Teleutospore, *b* Basidie, *pr* Promycel. — Original.

förmig, von der Epidermis bedeckt, Teleutosporen einzellig, Äcidien ohne blasenförmige Pseudoperidie); *M. Larici-Tremulae*, Teleutosporen auf *Populus tremula* und *P. alba*, Äcidien auf *Larix*-Nadeln; *M. Larici-epitae*, *M. Larici-Pentandrae*, *M. Larici-Caprearum* u. a. entwickeln die Teleutosporen auf *Salix*, die Äcidien auf *Larix*; *M. Helioscopiae* auf *Euphorbia*-Arten. *Melampsorella Caryophyllacearum* bildet die Teleutosporen auf Caryophyllaceen aus, die Äcidien verursachen die Tannenhexenbesen (früher *Aecidium elatinum*, vgl. Abb. 153); *Melampsoridium betulinum*, Teleutosporen auf *Betula*, Äcidien auf *Larix*-Nadeln. — *Calypso* (Teleutosporenlager hautförmig, in den Epidermiszellen gebildet, Teleutosporen aus 4 nebeneinanderstehenden Zellen zusammengesetzt). *C. Goeppertiana*, Teleutosporen auf *Vaccinium Vitis idaea*, die Stengel walzenförmig auftreibend, Äcidien auf Blättern der Tanne (Abb. 156). — *Coleosporium* (Teleutosporenlager flach, von der Epidermis der Wirtspflanze bedeckt, Teleutosporen anfangs einzellig, später vierzellig, Promycelium die Spore nicht verlassend; deutliche Zwischenform zwischen Teleutospore und Basidie!). Die

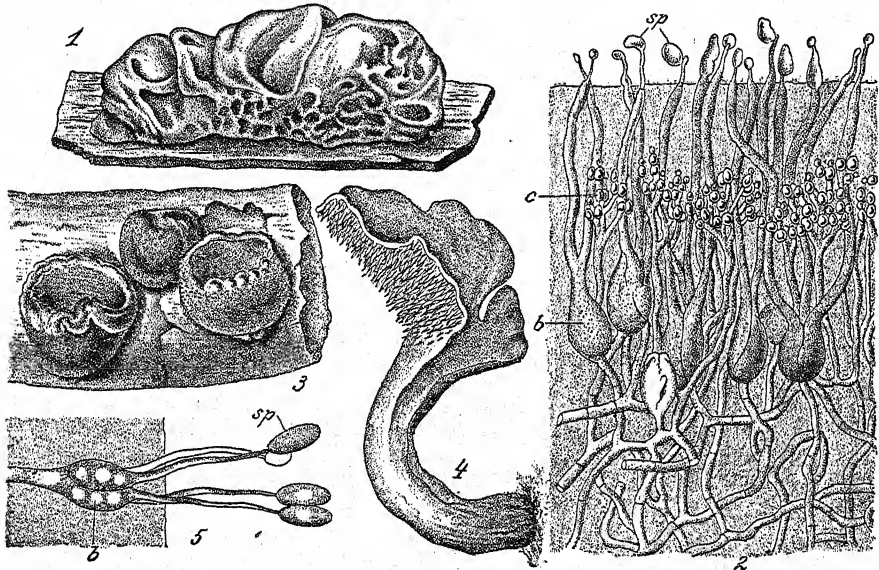


Abb. 158. Tremellales. — Fig. 1. *Tremella lutescens*; nat. Gr. — Fig. 2. Schnitt durch das Hymenium derselben, *b* Basidien, *sp* Basidiosporen, *c* Konidien; 450fach vergr. — Fig. 3. *Exidia truncata*; nat. Gr. — Fig. 4. *Tremellodon gelatinosus*; nat. Gr. — Fig. 5. Basidie *b* davon; 560fach vergr. — Fig. 1–3 nach Brefeld, 4–5 nach Möller.

blasenförmigen Äcidien auf Coniferen-, besonders *Pinus*-Nadeln (ehedem *Peridermium Pini*, Abb. 155, Fig. 4), Teleutosporen auf verschiedenen Nährpflanzen; häufigste Arten: *C. Tussilaginis*, *C. Campanulae*, *C. Euphrasiae*, *C. Senecionis*.

2. Gruppe. **Protobasidii**. Die Basidie geht nicht direkt aus der Spore hervor. Basidien mehrzellig, geteilt. Fruchtkörper nur selten fehlend.

1. Ordnung: **Auriculariales**. Saprophyten oder Holzparasiten. Basidien selten direkt aus dem Mycelium, zumeist aus verschiedenen geformten gallertigen Fruchtkörpern entspringend, dabei häufig Hymenien bildend. Basidien durch quer gestellte Wände in 4 Zellen geteilt. Chlamydosporen fehlen, dagegen treten neben den Basidiosporen bildenden Stadien auch verschieden geformte Konidienträger auf.

Den Zusammenhang zwischen den *Uredinales* und den *Autobasidii* herstellend (vgl. Abb. 157). Basidie der keimenden Teleutospore von *Coleosporium* ganz ähnlich. Der Fruchtkörper ist einem Teleutosporenlager homolog. Während bei den Uredineen das die Äcidien bildende Mycelium einkernige Zellen hat und eine gewisse Mächtigkeit erreicht, tritt bei den folgenden Basidiomyceten dieses Stadium mit einkernigen Zellen in den Hintergrund, nur die Basidiosporen und vielfach die Zellen der aus ihnen direkt hervorgehenden Mycelteile sind einkernig.

Auricularia Auricula Judae, das Judasohr, mit befeuchtet gallertigen, unregelmäßig gelappten oder schüsselförmigen oder horizontal abstehenden Fruchtkörpern, auf Baumstämmen, besonders von *Sambucus*, wurde früher medizinisch verwendet („Fungus Sambuci“). — *Pilacre*, Fruchtkörper gestielt, köpfchenförmig; auf Borke.

2. Ordnung. **Tremellales.** (Abb. 158.) Saprophyten und Holzparasiten. Fruchtkörper verschieden gestaltet, zumeist gallertig („Gallertpilze“). Basidien durch Längswände in 4 Zellen geteilt, deren jede eine Spore entwickelt. Konidienlager überdies vorhanden.

Auf den Stämmen und Ästen verschiedener Holzpflanzen häufig. *Exidia*, *Tremella* mit unregelmäßig faltigen Fruchtkörpern, *Tremellodon gelatinosus* mit muschelförmigen oder seitlich gestielten, meist hyalinen, unterseits Stacheln tragenden Fruchtkörpern (Abb. 158). — *Gyrocephalus rufus* mit roten Fruchtkörpern auf faulem Holze oder auf Erde.

3. Gruppe. **Autobasidii.** Die Basidie geht nicht direkt aus der Spore hervor. Basidien einzellig. Fruchtkörper fast stets vorhanden.

1. Ordnung. **Dacryomycetales.** Saprophyten. Den *Tremellales* ähnlich, aber durch einzellige, lang keulenförmige, am Ende zwei lange fadenförmige Sterigmen tragende Basidien verschieden.

Obwohl die Basidien nur 2 Sterigmen tragen, werden je 4 Sporen entwickelt, da von jeder Sterigme hintereinander je 2 Sporen abgeschnürt werden.

Auf faulem Holze sehr verbreitet *Dacryomyces deliquescens* mit gelben oder gelbroten, kleinen, warzenförmigen, gallertigen Fruchtkörpern; *Guepinia*-Arten mit kleinen becherförmigen Fruchtkörpern; *Calocera* (z. B. *C. viscosa*, *C. cornea*) mit stielartigen, oft verzweigten Fruchtkörpern.

2. Ordnung. **Tulasnellales.** Saprophyten. Fruchtkörper zart häutig. Basidien ohne Sterigmen. Sporen nicht abfallend, auf der Basidie keimend und Konidien bildend.

Tulasnella.

3. Ordnung. **Hymenomycetes.** (Abb. 159—161.)⁵⁴⁾ Saprophyten oder Parasiten. Mycelium kräftig entwickelt, häufig im Substrate bestimmte Zersetzungerscheinungen hervorruhend (z. B. in Hölzern), nicht selten perennierend und mehrmals Fruchtkörper entwickelnd. Solche perennierende Mycelien finden sich besonders bei bodenbewohnenden Arten (z. B. die so-

⁵⁴⁾ Wichtige Bilderwerke zum Bestimmen der verbreitetsten, besonders der genießbaren und giftigen Hymenomyceten: Krombholz V., Naturgetr. Abb. u. Beschr. d. eßb. etc. Schw. 1831—41. — Fries E., Icon. sel. Hymen. — Bresadola J., Fung. Trid. 1881 u. f. — Cooke M. C., Handb. of Brit. Fung. 1871. — Quelet L., Les Champ. d. Jura etc. 1872. — Michael E., Führer f. Pilzfr., 1895 u. spät. Auflagen. — Boudier E., Icon. mycol., 1904 u. f. — Ricken A., Die Blätterpilze Deutschl. u. d. angrenz. Länder etc., 2. Bde., Leipzig, 1915. — Liesche O., Atlas der eßb. u. gift. Pilze etc. 4. Aufl. Annaburg, 1918. — Gramberg E., Pilze der Heimat, 2 Bde., 2. Aufl., Leipzig, 1921.

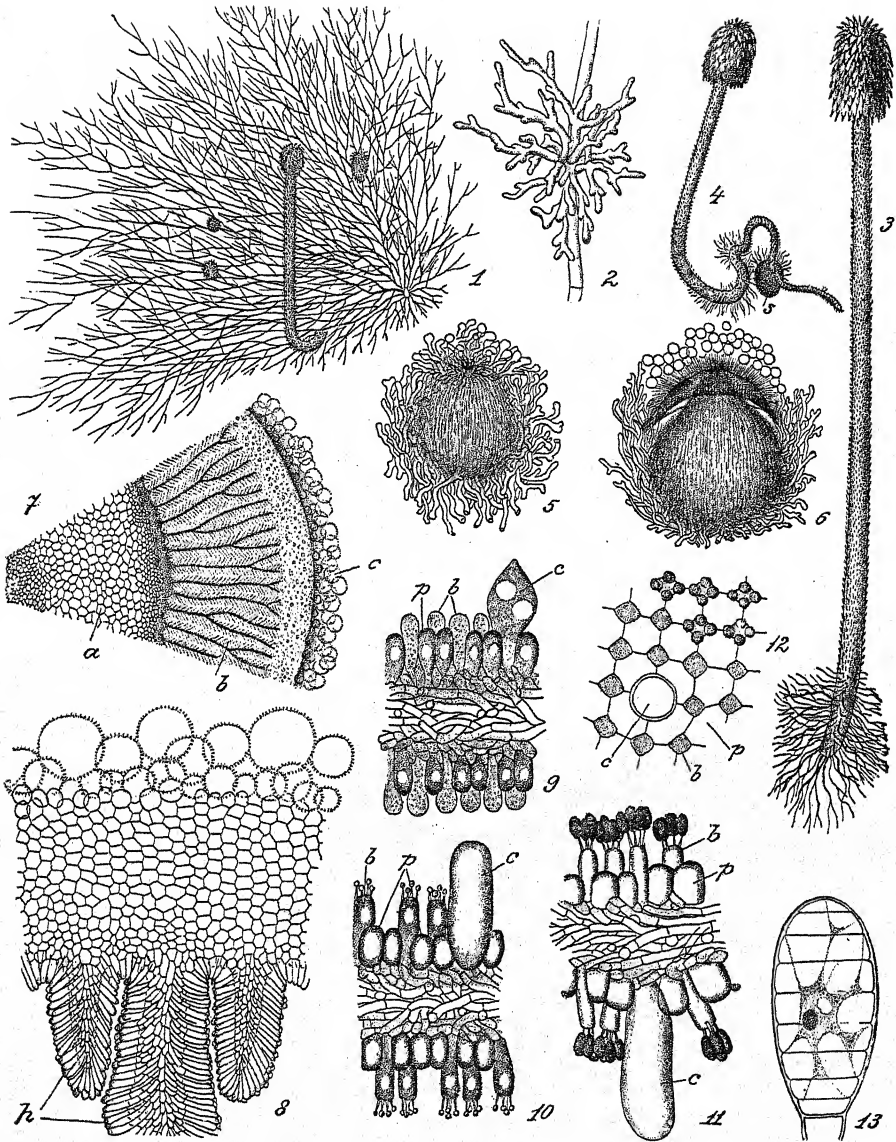


Abb. 159. *Hymenomyces*. — Fig. 1–11. *Coprinus stercorarius*. Fig. 1 Mycelium mit Fruchtkörperanlagen, 10fach vergr.; Fig. 2 erste Anlage eines Fruchtkörpers, 200fach vergr.; Fig. 3 entwickelter Fruchtkörper, nat. Gr.; Fig. 4 ein solcher aus einem Sclerotium (s) entspringend, nat. Gr.; Fig. 5 u. 6 junge Fruchtkörper, 80fach vergr.; Fig. 7 Querschnitt durch einen Hut, a Stiel, b Lamellen, c Volva, 45fach vergr.; Fig. 8 ein Stück aus Fig. 7, stärker vergr., h Hymenium; Fig. 9–11 Querschnitte durch Lamellen mit verschiedenen Entwicklungsstadien der Hymenien, b Basidien, p Paraphysen, c Cystiden, 200fach vergr. — Fig. 12. Flächenansicht einer Lamelle von *Coprinus micaceus*; Bezeichnung wie bei Fig. 11; 280fach vergr. — Fig. 13. Cystide von *C. micaceus*; 300fach vergr. — Fig. 1–11 nach Brefeld, 12 u. 13 Original.

genannte „Champignonbrut“); sie gehen nicht selten in Dauermycelien von wurzelähnlicher Beschaffenheit mit dunkler fester Rindenschicht (*Rhizomorpha*, vgl. Abb. 161, Fig. 1) oder in Sklerotien über. Letztere können manchmal bedeutende Dimensionen annehmen (kopfgroße, früher als *Mylitta* und *Pachyma* beschriebene, bei außereuropäischen Polyporaceen und Agariceen). Aus dem Mycelium entwickeln sich die Fruchtkörper, die von großer Mannigfaltigkeit sind und an bestimmten Stellen (vgl. die Familien) die Hymenien tragen. Die Fruchtkörper sind von fleischiger, lederiger oder holziger Konsistenz, sie weisen nicht selten eine anatomische Differenzierung auf durch Ausbildung milchsafftführender Röhren (*Fistulina*, *Lactarius*), oder Gerbstoff, Fett oder Farbstoffe enthaltender Bildungen. Zwischen den Basidien finden sich in den Hymenien vielfach sterile Hyphen (Paraphysen, Abb. 159, Fig. 9—12 p), die manchmal haarförmige oder blasenförmige Ausbildung zeigen (Cystiden, Abb. 159, Fig. 9—12, p) und bestimmte ökologische Funktionen besitzen⁵⁵). Die stets einzelligen Basidien schnüren 2—8, meist 4 Sporen an der Spitze zarter Sterigmen ab. Außer den Basidiosporen kommen als Fortpflanzungsorgane an den Mycelien Oidien, an den Fruchtkörpern Chlamydosporen, bei einzelnen Formen eigene Konidien vor.

Die Unterscheidung von Familien erfolgte bisher insbesondere nach der Beschaffenheit der die Hymenien tragenden Teile der Fruchtkörper; man unterscheidet⁵⁶):

1. Familie. ***Thelephoraceae***. (Abb. 160, Fig. 9.) Fruchtkörper hautartig, krustenförmig oder hutförmig und dabei gestielt oder sitzend. Hymenium flache oder nur schwach runzelige oder warzige Teile der Fruchtkörperoberfläche überziehend.

Corticium (Abb. 160, Fig. 9) mit krustenförmigen, manchmal an den Rändern aufgebogenen Fruchtkörpern: *C. amorphum*, *C. quercinum*, *C. laeve*, *C. comedens* auf abgestorbenen Ästen häufig. — *Stereum* mit zumeist horizontal vom Substrate abstehenden Fruchtkörpern, Hymenium unterseits: *S. hirsutum*, *crispum* u. a. auf abgestorbenen Ästen und Stämmen sehr verbreitet. — *Thelephora laciniata*. Fruchtkörper gelappte Rasen auf dem Boden oder an Stämmen bildend und durch Überwuchern junger Holzpflanzen oft

⁵⁵) Vgl. Knoll F., Unters. üb. Bau u. Funktion der Cyst. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., L., 1912.

⁵⁶) Juel H. O. (Die Kernteilg. in den Bas. u. d. Phylog. d. Basid. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898; Cytolog. Pilzstudien. Nov. Acta Soc. scient. Upsal., Ser. IV., Vol. 4., 1916) und Maire R. (De l'utilis. d. donn. cytol. d. l. taxon. d. Basid. Bull. Soc. bot. d. Fr., 1902; Rech. cyt. et tax. s. l. Basid. Paris, 1902) versuchen in neuerer Zeit, gleichwie für die gesamten *Autobasidii* eine Neueinteilung nach anderen Gesichtspunkten, insbesondere nach den Teilungsvorgängen in der Basidie vor der Sporenbildung. Es lassen sich danach zwei Typen unterscheiden: Stichobasidien, bei denen die Kernspindeln parallel der Längsachse der Basidie stehen (analog der Promycel-Teilung der *Uredinales*) und Chiastobasidien, bei denen die Kernspindeln quer gestellt sind (Anklang an den Teilungsmodus der *Tremellales*). Von den im folgenden aufgezählten Familien stehen einander die *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* relativ nahe, weshalb sie auch von Maire in neuester Zeit als *Cantharellineae* (mit Einschluß der *Exobasidiales* und von *Cantharellus*) den anderen *Hymenomycetes* gegenübergestellt werden, die dann die Unterreihen der *Polyporineae* und *Agaricineae* bilden.

schädlich werdend. — *Craterellus cornucopioides* „Totentrompete“, mit trompetenförmigen, dunkelgrauen Fruchtkörpern, häufig auf Waldboden, gleichwie *C. clavatus* essbar. — Einige Gattungen mit locker filzigen Fruchtkörpern (*Hypochnus*, *Tomentella* u. a.) werden auch in eine eigene Familie (*Hypochnaceae*) vereint. *Hypochnus violaceus* (das Myzelium als *Rhizoctonia violacea* bekannt) und *H. Solani* parasitisch und oft schädlich auf unterirdischen Pflanzenteilen.

2. Familie. *Clavariaceae*. (Abb. 160, Fig. 1 und 5.) Fruchtkörper zu meist fleischig, dabei zylindrisch, keulenförmig oder korallenartig verzweigt. Hymenium glatt, die ganze Fruchtkörperoberfläche oder Teile derselben bedeckend.

Pistillaria und *Typhula*-Arten mit sehr zarten, fadenförmigen Fruchtkörpern, häufig auf faulenden Pflanzenteilen. — *Clavaria* (Abb. 160, Fig. 1 u. 5) häufig mit sehr ansehnlichen, fleischigen Fruchtkörpern, von denen manche als Speisepilze („Ziegenbart“, „Bärentatzen“, „Keulenschwämme“, „Korallenschwämme“) Verwendung finden; *C. pistillaris* mit keulenförmigen Fruchtkörpern, *C. aurea*, *formosa*, *flava*, *botrytis* mit verzweigten Fruchtkörpern. Giftige Arten nicht bekannt. — *Sparassia ramosa* mit reich verzweigten, oft sehr großen (bis 60 cm im Durchmesser) Fruchtkörpern, deren Äste flach sind, in Föhrenwäldern; essbar.

3. Familie. *Hydnaceae* ⁵⁷⁾. (Abb. 160, Fig. 7.) Fruchtkörper von mannigfacher Form (verzweigt, krustenförmig oder hutförmig). Das Hymenium bedeckt stachel-, leisten- oder warzenförmige Hervorragungen der Fruchtkörper.

Odontia- und *Grandinia*-Arten mit krustenförmigen Fruchtkörpern auf abgestorbenen Hölzern. — *Hydnum*. Genießbar: *H. coralloides* mit reich verzweigtem, gelblichem Fruchtkörper („Korallenschwamm“), *H. erinaceum* („Igelschwamm“) mit keulenförmigem, horizontal abstehendem Fruchtkörper und sehr langen Stacheln, beide auf Baumstämmen; *H. repandum* („Stoppelschwamm“) (Hutoberfläche glatt, orange oder ocker), *H. imbricatum*, „Habichtschwamm“ (Hutoberfläche braun, schuppig; Abb. 160, Fig. 7) auf Waldboden. — Giftige Arten unbekannt.

4. Familie. *Polyporaceae*. (Abb. 160, Fig. 2, 4, 8.) Fruchtkörper von mannigfacher Form (krustenförmig, halbiert hutförmig, hutförmig) und verschiedener Konsistenz. Hymenium verschieden gestaltete Aushöhlungen an der Unterseite der Fruchtkörper (seltener an der Oberseite) auskleidend.

Merulius mit hautförmigen oder halbiert hutförmigen Fruchtkörpern; Hymenium auf faltenartigen Hervorragungen und insbesondere in den Vertiefungen zwischen denselben (Abb. 160, Fig. 4). *M. lacrimans*, der „Hausschwamm“ ⁵⁸⁾, „Tränenschwamm“, ist insofern einer der schädlichsten Pilze, als das Mycelium sehr häufig feuchtes Holzwerk in Bauten befällt und dasselbe in eigentümlicher Weise zerstört. Das Holz wird gebräunt, weich und zerfällt schließlich durch Quer- und Längsrisse in kubische Stücke. Bei entsprechender Luftfeuchtigkeit des umgebenden Raumes tritt das Mycelium als weiche, baumwollartige Masse hervor, die an der Oberfläche Wasser in Tropfenform ausscheidet. Die häutigen Fruchtkörper überziehen das zerstörte Holz oder benachbarte Objekte (Mauern u. dgl.). Bekämpfung durch Trockenlegung der gefährdeten Hölzer, Isolierung derselben durch karbolisierten Zement, Imprägnierung mit Desinfektionsmitteln. Außerhalb der menschlichen Bauten findet sich *M. l.* sehr selten. Ähnliche Holzzerstörungen rufen auch andere *Polyporaceae* hervor ⁵⁸⁾, z. B. *Poria vaporaria* mit dichten Röhren.

Fomes. Fruchtkörper von sehr verschiedener Gestalt, krustenförmig, halbiert hutförmig, sitzend oder gestielt, holzig. Hymenium im Innern von engen Röhren, in der Regel auf der Unterseite, nur bei den krustenförmigen Formen auf der Oberseite. Röhrenschichte

⁵⁷⁾ Banker H. J., Type stud. in the *Hydnaceae*. Mycologia, IV. u. V., 1912–1913.

⁵⁸⁾ Vgl. Mez K., Der Hausschwamm u. d. übrigen holzzerstör. Pilze, 1908.



Abb. 160. *Hymenomyces*. — Fig. 1. *Clavaria aurea*; nat. Gr. — Fig. 2. *Lenzites quercina*; nat. Gr. — Fig. 3. *Marasmius tenerrimus*; nat. Gr. — Fig. 4. *Merulius lacrimans*; nat. Gr. — Fig. 5. *Clavaria argillacea*; nat. Gr. — Fig. 6. *Agaricus caesareus*; a Ring, v Velum universale; nat. Gr. — Fig. 7. *Hydnum imbricatum*; nat. Gr. — Fig. 8. *Polyporus perennis*; nat. Gr. — Fig. 9. *Corticium*; Holzstück mit 4 Fruchtkörpern; nat. Gr. — Fig. 1—4, 6—9 Original, 5 nach Harzer.

geschichtet, ausdauernd. Artenreiche Gattung. Viele Arten mit halbiert hutförmigen Fruchtkörpern kommen auf Stämmen von Holzpflanzen vor, und zwar parasitisch oder saprophytisch, eigentümliche Zerstörungsformen des Holzes herbeiführend und dann vielfach schädlich („Baumschwämme“); so z. B.: *F. annosus*, der „Kiefernwurzelschwamm“, an Wurzeln und Stämmen der Kiefern, *F. pinicola* auf Nadelhölzern, *F. applanatus* an Laubholzstämmen, *F. fomentarius*, der „Zunderschwamm“, an Stämmen von Laubhölzern (die oft sehr groß werdenden Fruchtkörper liefern in dem Filzgewebe des Hutes den Feuerschwamm oder Zunder, der als „Fungus chirurgorum“ medizinische Verwendung fand und auch noch findet), *F. igniarius* an verschiedenen Laubbäumen etc. Durch den seitlichen, glänzenden, glatten Stiel ist *F. lucidus* auffallend.

Polyporus. Fruchtkörper zäh-fleischig, in der Form der vorigen Gattung gleichend. Röhrenschichte einfach, einjährig. Mehrere Arten werden infolge ihrer weichen, fleischigen Konsistenz gegessen, so *P. ovinus*, „Schafeuter“, mit weißlichen, gestielten, auf Waldboden wachsenden Fruchtkörpern, *P. frondosus*, „Klapperschwamm“, mit aus zahlreichen Fruchtkörpern bestehenden umfangreichen Strüngen an den Wurzeln alter Kastanien und Eichen, *P. confluens*, „Sommelpilz“, mit fleischfarbigen, vielfach miteinander verschmelzenden, auf Waldboden wachsenden Fruchtkörpern, ferner *P. Mylittae* in Australien, mit großen im Boden befindlichen genießbaren Sklerotien („Native Broad“), *P. Tuberaster*, der in Italien kultiviert wird, u. a. m. Medizinische Verwendung finden die weichen Fruchtkörper des auf Lärchenstämmen vorkommenden „Lärchenschwammes“, *P. officinalis*, die insbesondere aus Sibirien in den Handel kommen. — Als schädliche Parasiten auf Holzpflanzen sind zu erwähnen: *P. caudicinus* (= *P. sulphureus*) auf Laub- und Nadelbäumen, eine Rottfäule des Holzes verursachend, *P. betulinus* auf Birken, *P. squamosus* auf verschiedenen Laubbäumen. — *P. cinnabarinus* auffallend durch den zinnoberroten Fruchtkörper.

Polystictus. Fruchtkörper wie bei den vorigen Gattungen, lederig oder häutig. *P. versicolor* an totem Holze sehr verbreitet.

Trametes, den vorigen Gattungen sehr ähnlich, Substanz zwischen den Poren der Hutschubstanz gleich. An Baumstämmen: *T. suaveolens* an Weiden, *T. Pini* an Kiefern, sehr schädlich.

Daedalea. Die Aushöhlungen mit dem Hymenium labyrinthartig gewunden oder wellig begrenzt. *D. unicolor* an Stämmen von Laubbäumen.

Lenzites. Die Aushöhlungen mit dem Hymenium sehr langgestreckt, daher die Zwischenwände lamellenartig. *L. saepiaria* und *L. abietina* an Koniferenstämmen und insbesondere auf bearbeiteten Hölzern; *L. quercina* (Abb. 160, Fig. 2) an Stämmen von Eichen und Buchen.

Hexagonia, mit wabenartigen Aushöhlungen, besonders in den Tropen.

Fistulina. Fruchtkörper keulen- oder zungenförmig, auf der Unterseite röhrenartige Hervorragungen tragend, die im Innern die Hymenien führen. *F. hepatica*, der „Leber-“ oder „Zungenpilz“, an Eichenstämmen, mit fleischigen, innen blutroten Fruchtkörpern, genießbar.

Boletus. Fruchtkörper fleischig, hutförmig, zentral gestielt, an der Unterseite in röhrenförmigen Vertiefungen die Hymenien tragend. Die Wände der Röhren bestehen aus einem vom sterilen Teile des Fruchtkörpers verschiedenen, meist leicht ablösaren Gewebe. Zahlreiche bodenbewohnende Arten. Sicher genießbar: *Boletus scaber*, „Kapuzinerpilz“, *B. rufus*, „Rotkappe“, *B. edulis*, „Herrenpilz“, „Steinpilz“, „Pilzling“, *B. submenziesii*, „Ziegenlippe“, *B. regius*, „Königspilz“, *B. bovinus*, „Kuhpilz“, *B. luteus*, „Butterpilz“, *B. variegatus*, „Sandpilz“, *B. granulatus*, „Schmerling“ u. a. — Sicher giftig ist *B. Satanas*, „Satanspilz“. Manche Arten sind nicht giftig, aber aus anderen Gründen (bitterer Geschmack u. dgl.) ungenießbar, so *B. felleus*. Das Blauwerden des Fruchtkörperfleisches mancher *Boletus*-Arten bei Verletzungen ist kein Merkmal giftiger Eigenschaften, sondern beruht auf der Gegenwart eines bei dem Zutritte des Sauerstoffes der Luft sich färbenden Chromogens. Als giftige Substanzen in Pilzen wurden bereits mehrere Alkaloide und Eiweißverbindungen nachgewiesen. — Viele *Boletus*-Arten bilden Mykorrhizen mit verschiedenen Waldbäumen.

Morphologisch sehr beachtenswert ist *Cryptoporus volvatus* (N.-Am., SO.-As.) mit fast geschlossen bleibenden Fruchtkörpern.

5. Familie. *Agaricaceae*⁵⁹⁾ (Abb. 160, Fig. 3 und 6, Abb. 159, 161), Fruchtkörper meist fleischig, hutförmig, dabei mit seitlichem oder zentralem Stiel oder halbiert hutförmig. Hymenium strahlig verlaufende Falten oder Lamellen überziehend.

Formenreichste Gruppe der Hymenomyceten. Einige der verbreitetsten Gattungen seien hier angeführt:

Cantharellus. Hymenium Falten überziehend. — *C. cibarius*, „Pfifferling“, „Eierschwamm“, „Rötling“, mit ganz orangegelben Fruchtkörpern, sehr verbreiteter Speisepilz. *C. aurantiacus* wurde lange Zeit für giftig gehalten, was nicht zutreffend ist.

Pezizus. Hymenium auf Lamellen, die am Grunde anastomosieren und ablösbar sind. Sporen gelbbraun. — *P. involutus* und *atromentosus* eßbar.

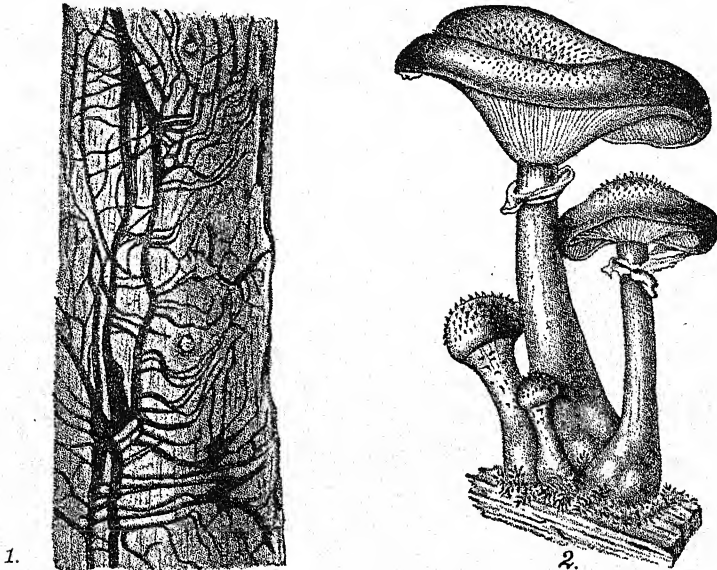


Abb. 161. *Agaricus (Armillaria) melleus*. — Fig. 1. Dauermycelium (Rhizomorpha) auf der Oberfläche eines Holzstückes; verkleinert. — Fig. 2. Fruchtkörper; verkleinert. — Original.

Coprinus (Abb. 159). Hymenium auf meist ganz freien Lamellen, welche wie der ganze Fruchtkörper zur Zeit der Sporenreife zerfließen. Viele Arten auf tierischen Exkrementen, Dünger u. dgl., so *C. porcianus* (= *comatus*), *C. atramentarius* u. a.; andere Arten auf faulendem Holze, so *C. micaceus*, *C. truncorum*. Die Dauermycelien mehrerer dieser Arten sind wergartig und wurden früher als „*Ozonium*“-Arten beschrieben.

Hygrophorus. Lamellen sehr dick, entfernt stehend. — *H. conicus* mit gelben oder scharlachroten, wässrig-fleischigen Fruchtkörpern, sehr häufig auf Wiesen in Mittel- und Nordeuropa; *H. pratensis* auf Wiesen, eßbar.

Nyctalis. Parasitisch auf anderen Hymenomyceten.

Lactarius. Fruchtkörper mit Milchsaftröhren im Innern, deren Inhalt bei Verletzungen ausfließt. Sicher genießbar: *L. deliciosus*, „Reizker“, mit rotgelbem Milchsafte, *L. volemus*, „Brätling“ mit weißem Milchsafte; giftig: *L. torminosus*, „Birkenreizker“, *L. scrobis-*

⁵⁹⁾ Vgl. Beck G., Das System d. Blätterpilze (*Agaricaceae*). Der Pilz- und Kräuterfr., V., 1922.

culatus, *L. vellereus* u. a. *L. piperitus*, „Pfefferschwamm“, ist zwar nicht giftig, aber von sehr scharfem Geschmack.

Russula. Fruchtkörper mit dünnen, röhrenartigen Bildungen im Innern, die aber keinen Milchsaff führen. Zahlreiche Arten mit lebhaft gefärbter Hutoberfläche, die oft nur schwer voneinander unterschieden werden können. Darin liegt auch der Grund, warum gerade durch *Russula*-Arten häufig Vergiftungen veranlaßt werden. — Eßbar: *R. vesca*, „Speisetäubling“, *R. virescens*, „Grüner Täubling“, *R. cyanoxantha*, „Frauentäubling“, *R. alutacea*, „Ledertäubling“, *R. integra* u. a. m.; giftig sind z. B. *R. emetica*, „Speiteufel“, *R. sardonia*, *R. elegans* u. a.

Schizophyllum. Fruchtkörper ungestielt, mit der Länge nach gespaltenen Lamellen. — *S. alneum* häufig auf Ästen und Stämmen und allgemein verbreitet; im Süden Europas oft Maulbeer- und Orangenpflanzungen schädlich werdend.

Marasmius (Abb. 160, Fig. 3). Fruchtkörper von fleischig-lederartiger Konsistenz, nach der Sporenreife vertrocknend und bei Befeuchtung wieder die ursprüngliche Gestalt annehmend. Artenreiche Gattung, viele Arten in den Tropen. In Europa auf am Boden liegenden Ästchen, Koniferennadeln, Blättern etc.; häufige Arten: *M. perforans*, *M. androsaceus*, *M. rotula* u. a. *M. alliatus* auf Waldboden, auf Holz u. dgl. mit intensivem, lauchartigem Geruch und Geschmack, wird vielfach gesammelt und als „Moucheron“ verkauft. *M. caryophyllus* (= *M. Oreades*) mit größeren Fruchtkörpern, auf Wiesen „Hexenringe“ verursachend, genießbar. *M. Sacchari*, Erreger der „Donkellankrankheit“ des Zuckerrohres.

Agaricus. Fruchtkörper fleischig, nach der Sporenreife verfaulend. — Die Gattung umfaßt zahlreiche Arten, welche sich insbesondere nach zwei Merkmalen in Untergattungen oder eigene Gattungen verteilen lassen, nämlich nach der Farbe der Sporen und nach dem Vorkommen oder Fehlen gewisser häutiger Bildungen, welche den jugendlichen Fruchtkörper ganz oder zum Teile einhüllen und auch später, wenigstens in Resten, erhalten bleiben. Diese hautartigen Bildungen umhüllen entweder den jungen Fruchtkörper ganz (Velum universale) und finden sich an dem erwachsenen als Scheide oder Volva am Grunde des Stieles oder in Form von Hautfetzen oder Warzen auf der Hutoberfläche (Abb. 160, Fig. 6v), oder sie verbinden anfangs bloß den Rand des Hutes mit dem oberen Teile des Stieles (Velum parziale) und finden sich dann am reifen Fruchtkörper in Form von Hautfetzen oder fädigen Anhängseln am Rande des Hutes oder als Ring (Annulus) (Abb. 160, Fig. 6a) am Stiele.

Eßbar: *A. (Psalliota) campestris*, „Champignon“, wildwachsend auf gedüngtem Boden, auf Wegen u. dgl., vielfach in Kellern, in Treibhäusern etc. im großen kultiviert und in der Kultur eine etwas abweichende Gestalt annehmend; *A. (Psalliota) silvaticus*, „Wald-Champignon“, *A. (Psalliota) pratensis*, „Wiesen-Champignon“, *A. (Psalliota) arvensis*, „Schaf-Champignon“, alle drei dem ersterwähnten ähnlich; *A. (Pholiota) mutabilis*, „Stockschwamm“, rasenförmig an Baumstrünken; *A. (Clitopilus) trunculus*, „Moucheron“, in Waldungen; *A. (Clitocybe) nebularis*; *A. (Tricholoma) graveolens*, „Maischwamm“, in Laubwäldern; *A. (Tricholoma) gambosus*, „Mai-Raßling“, auf Wiesen, Hexenringe bildend; *A. (Tricholoma) equestris* in sandigen Waldungen; *A. (Tricholoma) Georgii* in Wäldern in wärmeren Gebieten, in China viel kultiviert; *A. (Armillaria) melleus*, „Hallimasch“, in dichten Gruppen am Grunde von Baumstämmen, in welchen das Mycelium parasitisch lebt, seine jungen Mycelien leuchten, die Dauermycelien wurden früher als *Rhizomorpha* beschrieben (Abb. 161); *A. (Lepiota) procera*, „Parasolpilz“, „Schirmpilz“, auf Wiesen und in Wäldern; *A. (Amanita) caesareus*, „Kaiserling“ (Abb. 160, Fig. 6), in Wäldern Süd- und Osteuropas u. a. m. In Japan wird *A. (Cortinellus) Shiitake* viel als Speisepilz verwendet und auch im großen kultiviert. — Giftig sind u. a.: *A. (Amanita) muscarius*, der „Fliegenpilz“, aus dem im nordöstlichen Sibirien ein berauschendes Getränk bereitet wird; *A. (Amanita) phalloides*, „grüner Knollenblätterschwamm“, *A. (Amanita) Mappa*, „gelber Knollenblätterschwamm“, *A. (Amanita) verna*, „weißer Knollenblätterschwamm“, u. a.

Rozites gongylophora in Südbrasilien auf Ameisennestern; das Mycelium wird von gewissen Ameisen gezüchtet und bildet blumenkohlartige Massen.

4. Ordnung. **Exobasidiales.** (Abb. 162.) Parasitisch. Hymenium nicht aus einem Fruchtkörper, sondern direkt aus dem Gewebe der Wirtspflanze hervortretend.

Die hierher gehörigen Pilze machen den Eindruck vereinfachter Basidiomyceten (*Autobasidii*), deren Reduktion mit der parasitischen Lebensweise im Zusammenhange stehen dürfte.

Exobasidium Rhododendri auf den Blättern der Alpenrosen apfelähnliche Gallen hervorrufend, *E. Vaccinii* auf den Blättern und Stengeln von *Vaccinium*-Arten (Abb. 162), *E. Lauri* auf Lorbeerstämmen *Clavaria*-artige Gallen erzeugend u. a. m.

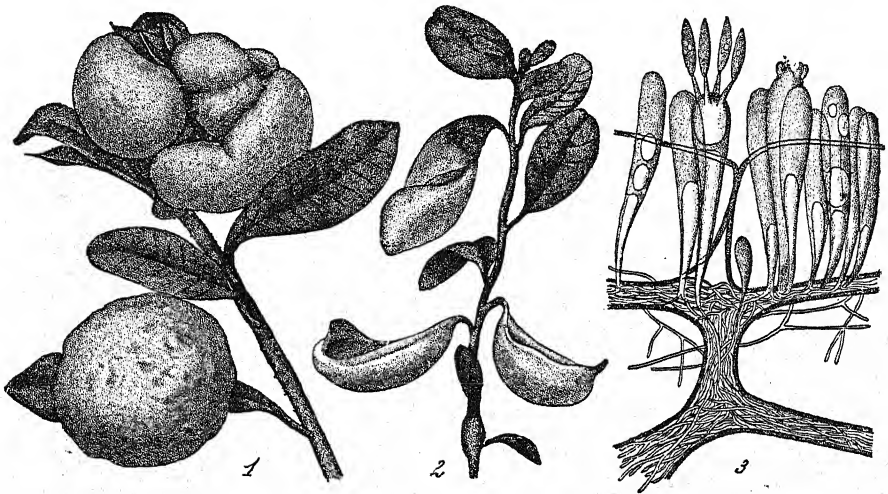


Abb. 162. *Exobasidiales*. — Fig. 1. *Exobasidium Rhododendri* auf *Rhododendron ferrugineum*; nat. Gr. — Fig. 2. *E. Vaccinii* auf *Vaccinium Vitis idaea*; nat. Gr. — Fig. 3. Hymenium des letzteren; 620fach vergr. — Fig. 3 nach Woronin, sonst Original.

5. Ordnung. **Gasteromycetes**⁶⁰⁾. Saprophyten. Mycelium kräftig. Fruchtkörper unterirdisch oder anfangs unterirdisch, später hervortretend oder von Anfang an epigäisch, sehr verschieden geformt, häufig rundlich oder wenigstens anfangs rundlich, aus einer oft mehrschichtigen äußeren Hülle (Peridie) und einem inneren sporenbildenden Gewebe (Gleba)

⁶⁰⁾ Corda A. K. J., *Icones Fungorum*, 5 u. 6, 1842–54. — Tulasne L. R. et Ch., *Fungi hypogaei. Hist. et monogr. d. champ. hypog.* 1851. — Masee G., *A monogr. of the gen. Lycoperdon.* Journ. of Roy. Microsc. Soc., 1887. — Hesse R., *Die Hypogaeen Deutschl.* I., 1891. — Rehsteiner H., *Beitr. z. Entwicklungsgesch. einig. Gasteromyc.* Bot. Zeitg., 1892. — Thaxter R., *Note on Phallogaster sacc.* Bot. Gaz., XVIII., 1893. — Möller A., *Brasilian. Pilzblumen*, 1895. — Fischer E., *Unters. z. vergl. Entwicklungsgesch. u. Syst. d. Phalloid.* III. Ser. mit einem Anhang: *Verwandtschaftsverh. d. Gasterom.* Denkschr. d. Schweiz. naturforsch. Ges., XXXVI., 1900. — White V. S., *The Tylostom.* of N. Am. Bull. Torr. bot. Cl., XXVIII., 1901. — Hollós L., *Gasterom. Hungariae*, 1903. — Lloyd C. G., *The Lycoperd. of Austral.*, N. Zeal. and neighb. isl., 1905; *The Tylostomaceae*, 1906. — Fischer E., *Zur Morpholog. d. Hypog.* Bot. Zeitg., 1908. — Conard H. S., *The struct. of Simbium sphaeroc.* Mycologia, V., 1913; *The struct. and developm. of Secotium.* l. c., VIII., 1915. — Fitzpatrik H. M., *A comparat. stud. of the developm. in Phyllagaster etc.* Annal. myc., XI., 1913.

bestehend. Die Gleba besteht entweder bloß aus unregelmäßig verlaufenden Basidien und bildet dann bei der Sporenreife eine pulverige Masse oder sie ist außerdem von sterilen Fasern (Kapillitium) durchzogen, oder die Basidien kleiden das Innere von Kammern bildenden sterilen Wänden aus, oder es kommt zu einer noch weitergehenden Differenzierung des Innern, indem ein zentraler, steriler Körper (Kolumella) oder ein die Gleba regelmäßig durchziehendes oder umhüllendes steriles Gewebe (Rezeptakulum) zur Ausbildung gelangen. Basidien einzellig, 2—12sporig.

Die phylogenetischen Beziehungen der *Gasteromycetes* zu den übrigen Basidiomyceten sind durchaus nicht geklärt. Einige Formen, wie *Podaxon*, *Secotium* u. a. zeigen bemerkenswerte Annäherungen an die *Hymenomycetes*.

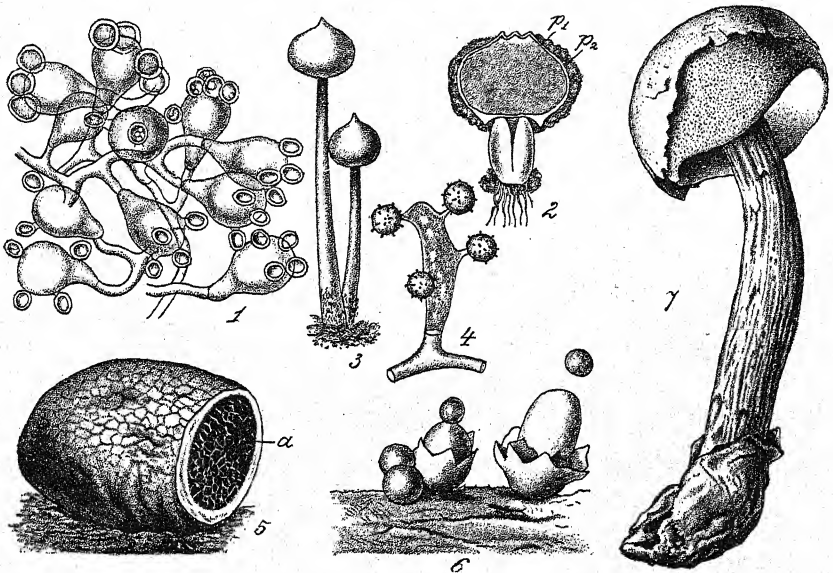


Abb. 163. *Plectobasidii*. — Fig. 1. Basidien von *Scleroderma vulgare*; stark vergr. — Fig. 2. Junger, Fig. 3 reifer Fruchtkörper von *Tulostoma pedunculatum*, p_1 innere, p_2 äußere Peridie; Fig. 2 vergr., Fig. 3 nat. Gr. — Fig. 4 Basidie von *Tulostoma*; 450fach vergr. — Fig. 5. Angerschnittener Fruchtkörper von *Scleroderma vulgare*, a Gleba; nat. Gr. — Fig. 6. Fruchtkörper von *Sphaerobolus Carpopolus*; 10fach vergr. — Fig. 7. Fruchtkörper von *Battarea Guicciardiniana*; nat. Gr. — Fig. 1 nach Tulasne, 2 u. 4 nach Schröter, 3, 5–7 Original.

1. Unterordnung. **Plectobasidii**. Gleba nicht in Kammern geteilt oder zwar gekammert, aber die Basidien bilden niemals regelmäßige Hymenien. Zwischen den Basidien verlaufen oft sterile Mycelstränge. Bei der Sporenreife zerfällt die ganze Gleba in eine pulverige Masse oder sie enthält überdies Kapillitiumfasern.

Die Unterordnung der *Plectobasidii* ist kaum eine einheitliche, da sie Formen umfaßt, welche als der Beginn verschiedener Entwicklungsreihen gedeutet werden können. Sie scheint die auf analoger Entwicklungshöhe (geringe Differenzierung der Gleba) stehenden Formen zu umfassen, die zu den verschiedenen Familien der *Eugasteromycetes* hinüberleiten (z. B. *Scleroderma* zu den *Hymenogasteraceae*, *Astraeus* und *Tulostoma* zu den *Lycoperdaceae*,

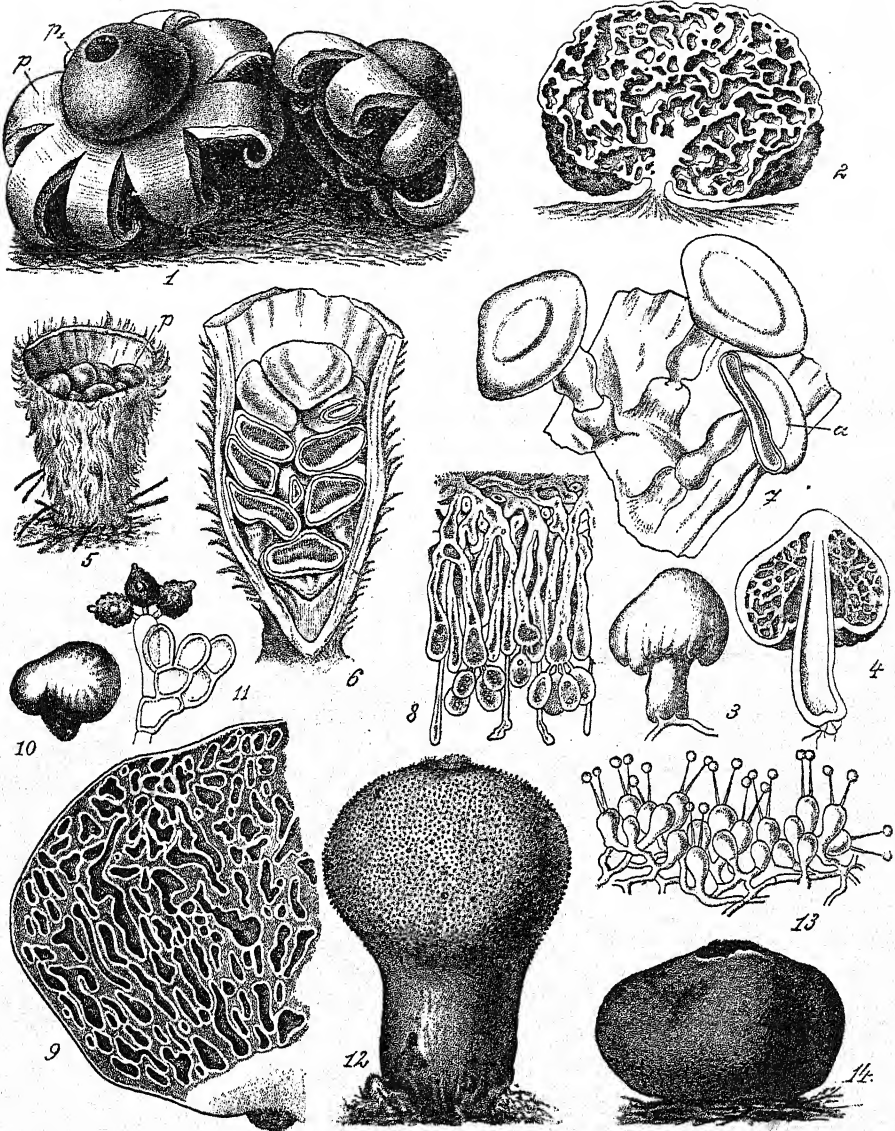


Abb. 164. *Eugasteromycetes*. — Fig. 1. *Geaster fimbriatus*, *p* äußere, *p*₁ innere Peridie; nat. Gr. — Fig. 2. *Gautiera morchellaeformis*, aufgeschnittener Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 3. *Secotium erythrocephalum*, Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 4. Derselbe längsdurchschnitten; nat. Gr. — Fig. 5. *Cyathus striatus*, Fruchtkörper, *p* Peridien; 3fach vergr. — Fig. 6. Derselbe, Basalteil, längs durchschnitten; 10fach vergr. — Fig. 7. Derselbe, Stück der Wand mit 3 Peridien *a*. — Fig. 8. *Crucibulum vulgare*, Hymenium; stark vergr. — Fig. 9. *Hymenogaster tener*, Stück des Durchschnittes durch einen Fruchtkörper; 3fach vergr. — Fig. 10. Derselbe, Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 11. Derselbe, Basidium mit Sporen; 450fach vergr. — Fig. 12. *Lycoperdon gemmatum*, Fruchtkörper; nat. Gr. — Fig. 13. Stück eines Hymeniums von *L. excipuliforme*; stark vergr. — Fig. 14. *Bovista nigrescens*; nat. Gr. — Fig. 1 nach Kerner, 2 nach Vittadini, 3, 4, 6, 7, 9–11 nach Tulasne, 8 nach Sachs, die übrigen Original.

Pisolithus zu den *Nidulariaceae*, *Sphaerobolus* zu den *Phallaceae*). Die Unterscheidung der Unterordnung ist daher als eine provisorische zu betrachten.

Scleroderma (Abb. 163, Fig. 1 u. 5) *verrucosum* mit rundlichen Fruchtkörpern, sehr fester, schließlich unregelmäßig aufreißender Peridie und schwärzlicher Gleba, sehr häufig auf Hutweiden u. dgl.; ebenso *S. vulgare*, das als giftig gilt. — *Pompholyx* mit rundlichen Fruchtkörpern, häutiger Peridie und brauner Gleba; *P. sapidum* wird in manchen Gegenden als „weiße Trüffel“ verzehrt. — *Pisolithus*, ähnlich, aber mit in „Peridiolen“, d. i. rundliche Kammern zerfallender Gleba, z. B. *P. crassipes* und *P. arenarius* auf sandigem Boden; Mycelien Mykorrhiza bildend. — *Astraeus stellatus* (= *Geaster hygrometricus*) mit sternförmig aufreißender äußerer und häutiger innerer Peridie. — *Tulostoma pedunculatum* (Abb. 163,



Abb. 165. *Lycoperdaceae*. — *Lycoperdon caelatum* auf einer Wiese in Tirol; zwei unreife und zwei reife Fruchtkörper. — Nach einer Photographie von A. Mayer.

Fig. 2—4). Äußere Peridie zerfallend, innere schließlich durch einen Stiel emporgehoben; auf sandigem Boden verbreitet. Durch die Entstehung der Sporen an den Seiten der Basidien von den übrigen *Plectobasidii* stark abweichend. — *Sphaerobolus Carpobolus* (Abb. 163, Fig. 6) schleudert schließlich die Gleba dadurch ab, daß sich die innere Schichte der Peridie zusammen mit einem die Gleba ursprünglich umhüllenden „Rezeptakulum“ vorstülpt. — *Battarea* (Abb. 163, Fig. 7), der Gattung *Tulostoma* ähnlich, aber der obere Teil der inneren Peridie löst sich schließlich deckelartig ab. Die Stellung der 3 letzterwähnten Gattungen noch unsicher.

2. Unterordnung. *Eugasteromycetes*. Gleba in Kammern geteilt, deren Wände von Hymenien bekleidet sind. Außer dieser Kammerung zeigt die Gleba häufig noch weitergehende Differenzierungen.

1. Familie. *Hymenogastraceae*. Fruchtkörper mehr minder hypogäisch. Gleba ohne axilen Strang, mit regellos angeordneten Kammern.

In Europa Arten der Gattungen *Hymenogaster* (Abb. 164, Fig. 9–11), *Octaviana*, *Rhizopogon*. — Beziehungen zu Familie 3.

2. Familie. *Hysterangiaceae*. Fruchtkörper mehr minder hypogäisch, meist ungestielt. Gleba mit axilem, sterilem Gewebe und radial verlaufenden Kammern.

In Europa z. B. *Gautiera* (Abb. 164, Fig. 2), *Hysterangium*. — In Nordamerika *Phallo-gaster*. — Beziehungen zu Familie 7.

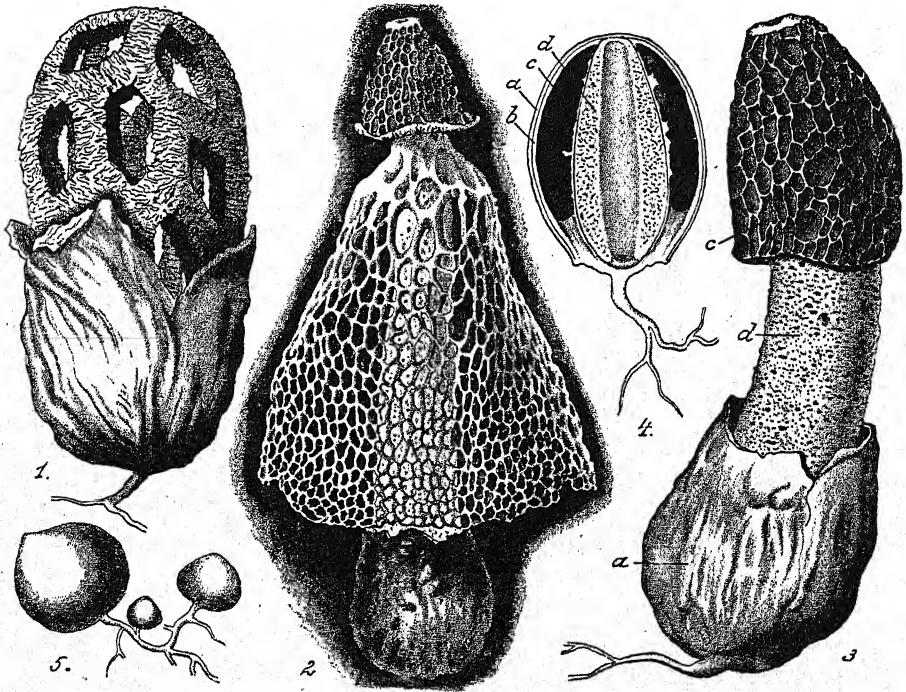


Abb. 166. *Clathraceae* und *Phallaceae*. — Fig. 1. *Clathrus cancellatus*; nat. Gr. — Fig. 2. *Dictyophora phalloidea*; nat. Gr. — Fig. 3. Reifer Fruchtkörper von *Phallus impudicus*; nat. Gr. — Fig. 4. Junger Fruchtkörper desselben, durchschnitten, *a* und *b* Peridie, *c* Gleba, *d* Rezeptakulum; nat. Gr. — Fig. 5. Fruchtkörperanlagen von demselben; nat. Gr. — Original.

3. Familie. *Secotiaceae*. Fruchtkörper epigäisch. Gleba mit axiler Kolumella. Peridie zuletzt im unteren Teile sich ablösend und von der stielartigen Kolumella emporgehoben, wodurch die Fruchtkörper schließlich eine *Agaricaceen*-ähnliche Form erhalten.

Verhältnismäßig wenig gekannte, größtenteils außereuropäische, tropische und subtropische Pilze (vgl. Abb. 164, Fig. 3 u. 4). — Vielleicht von ganz anderer Herkunft, wie die anderen *Gasteromycetes* und mit den *Hymenomycetes*, speziell *Agaricaceae* verwandt.

4. Familie. *Podaxaceae*. Der vorigen Familie nahestehend.

Hauptsächlich in Trockengebieten tropischer und subtropischer Zonen. — *Podaxon*, *Chainoderma*; einzelne Arten Termitenbauten bewohnend.

5. Familie. **Lycoperdaceae.** Fruchtkörper über den Boden hervorkommend; Peridie zweischichtig. Gleba bei der Reife in eine pulverige Masse zerfallend, welche aus Sporen und Kapillitiumfasern (Reste der Kammerwände oder freie, die Kammern durchsetzende Fasern) besteht.

Lycoperdon (Stäubling, Staubpilz). Kapillitiumfasern gleichmäßig dick. Äußere Peridie bei der Reife zerfallend, innere sich schließlich durch ein apikales Loch öffnend oder unregelmäßig zerreißend. Viele Arten auf Wiesen, faulendem Holze etc. Im jugendlichen Zustande genießbar: *L. (Globaria) Bovista* mit kugeligen, großen, bis zu $\frac{1}{2}m$ im Durchmesser haltenden Fruchtkörpern, *L. caelatum* (Abb. 165) mit kiesel-förmigen, kleineren Fruchtkörpern, *L. gemmatum* (Abb. 164, Fig. 12). Das Kapillitium war früher als blutstillendes Mittel („Fungus chirurgorum“) officinell und wird jetzt noch vielfach als Volksheilmittel verwendet. — *Bovista*. Kapillitiumfasern mit sich verjüngenden Ästen. *B. plumbea* u. a. (Abb. 164, Fig. 14) häufig auf Wiesen. — *Geaster*, „Erdstern“. Äußere Schichten der Peridie sternförmig aufreißend, innere Schichten durch ein oder mehrere Löcher sich öffnend. Verbreitete Arten: *G. coronatus*, *rufescens*, *imbriatus* (Abb. 164, Fig. 1). — *Broomeia* mit zahlreichen, einem Stroma eingebetteten Fruchtkörpern, in Afrika und Amerika; vielleicht Repräsentant einer eigenen Familie.



Abb. 167. *Phallus impudicus*. — Verbreitung der Sporen durch Dipteren. — Verkl. — Nach Photographie von F. Wettstein.

6. Familie. **Nidulariaceae.** Fruchtkörper epigäisch, im Innern mit vom Hymenium ausgekleideten Kammern, die bei der Sporenreife von harten Gewebeschichten umgeben sind und als voneinander isolierte Körper (Peridiolen) in der dann becherförmigen Peridie liegen.

Crucibulum vulgare und *Cyathus striatus* auf Erde und morschem Holze verbreitet (Abb. 164, Fig. 5–7).

7 Familie. **Chlathraceae.** Das Innere des anfangs geschlossenen Fruchtkörpers enthält einen sterilen Teil, das Rezeptakulum und ein labyrinthartig gekammertes fertiles Gewebe. Im reifen Zustande tritt das Rezeptakulum über die innen schleimige Peridie heraus und trägt die zu einer breiigen Masse zerfließende Gleba. Verbreitung der Sporen durch Insekten, welche durch aasartige oder süßliche Düfte und vielfach lebhaftere Farben angelockt werden („Pilzblumen“).

Vorherrschend in wärmeren Gebieten. *Clathrus cancellatus* (Abb. 166, Fig. 1) mit rotem, gitterförmigen Rezeptakulum, in Südeuropa, England, Holland und Nordamerika, vereinzelt in Mitteleuropa, gilt als giftig; tropische Gattungen: *Aseroë*, *Clathrella* u. a.

8. Familie. **Phallaceae**. Wie vorige Familie, aber Rezeptakulum zylindrisch, am Ende oft mit einem hutförmigen Teile. Gleba diesem Teile des Rezeptakulum außen aufliegend. Sporenverbreitung durch Insekten (Abb. 167).

In Europa: *Mutinus caninus*, *Phallus impudicus* (Abb. 166, Fig. 3–5), die „Stink-“ oder „Giftmorchel“. — In den Tropen verbreitet: *Dictyophora phalloidea* (Abb. 166, Fig. 2) mit eigentümlicher netzartiger Erweiterung des Rezeptakulums.

Anhang. Fungi imperfecti.

Es gibt zahlreiche Pilze, von denen man nach ihrem morphologischen Baue und ihrem physiologischen Verhalten sagen kann, daß sie als Entwicklungsstadien oder Nebenfruchtformen zu anderen Pilzen gehören dürften, deren systematische Einreihung aber, so lange man diese Zugehörigkeit nicht nachweisen kann, nicht möglich ist, die daher am besten anhangsweise in eine provisorische Gruppe vereinigt werden. Die meisten dieser Formen dürften zu den Ascomyceten gehören; bei manchen ist es wahrscheinlich, daß sie die Fähigkeit der Ascosporenbildung überhaupt eingebüßt haben.

Es lassen sich einige leicht kenntliche Gruppen bilden, die nach dem Gesagten geradeso wie viele Gattungen auf Natürlichkeit des Systems keinen Anspruch erheben können.

1. Gruppe. **Hyphomycetes**. (Abb. 168, Fig. 3–12.) Konidien an einzelnen fädigen Konidienträgern oder Oidien oder Chlamydosporien.

Wichtigere Pflanzenschädlinge: *Macrosporium Solani* („Dürrfleckenkrankheit“ der Kartoffeln), *Cercospora beticola* („Blattschwärze“ der Runkelrübe), *C. Apii* (Blattflecken auf Möhre, Sellerie u. a.), *Fusarium vasinfectum* („Gefäßbrand“ der Hülsenfrüchte), *Cephalothecium roseum* (Bitterfäule der Birnen und Äpfel), *Mycogone perniciosa* und *Verticillium infestans* (Schädlinge der Champignonkulturen); *Ramularia* (Abb. 168, Fig. 4), *Ovularia*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Heterosporium* u. a.

Einige hierher gehörende Pilze treten als Ursache sogenannter „Dermatomykosen“ parasitisch auf der menschlichen Haut auf. Dieselben wachsen auf relativ trockenen Substraten oft zu typischen Mycelien aus, zerfallen aber auf feuchten Substraten leicht in sich abrundende Einzelzellen, die als vegetative Fortpflanzungsorgane fungieren; ebenso kommt Sproßzellenbildung vor. *Oospora Schenleinii* (= *Achorion Schenleinii*), Ursache des Favus, *O. furfur* (= *Mikrosporon furfur*), Ursache der Pityriasis, *O. tonsurans* (= *Trichophyton tonsurans*), Ursache des Herpes tonsurans etc. Auch der „Soorpilz“ (*O. albicans*, auch als *Oidium albicans* und *Saccharomyces albicans* bezeichnet), die Ursache des Soor, dürfte vorläufig am besten noch hierher gestellt werden.

2. Gruppe. **Melanconieae**. (Abb. 168, Fig. 2) Konidien auf Konidienlagern, die zuletzt ganz freiliegen.

Wichtigere Pflanzenschädlinge: *Gloeosporium fructigenum* (Bitterfäule der Äpfel und Birnen), *G. caulivorum* („Anthraknose“ des Klees), *G. ampelophagum* („Schwarzer Brenner“ der Reben), *G. Lindemuthianum* (Abb. 168, Fig. 2) („Fleckenkrankheit“ der Bohnenhülsen), *Colletotrichum oligochaetum* („Krätze“ der Gurken), *Cylindrosporium*, *Pestalotzia* u. a.

3. Gruppe. **Sphaeropsidae**. (Abb. 168, Fig. 1.) Konidien in Pykniden oder kammerartigen Höhlungen gebildet.

Wichtigere Pflanzenschädlinge: *Ascochyta Pisi* („Fleckenkrankheit“ der Erbsenhülsen), *Phoma oleracea* (Abb. 168, Fig. 1) („Stengelfäule“ des Kohles), *Septoria Petroselinii* (Blattflecken der Petersilie), *Actinonema Rosae* („Sternrußtau“ der Rosen), *Sphaeropsis Pseudodiplodia* (auf Äpfeln); *Diplodia*, *Hendersonia* u. a.

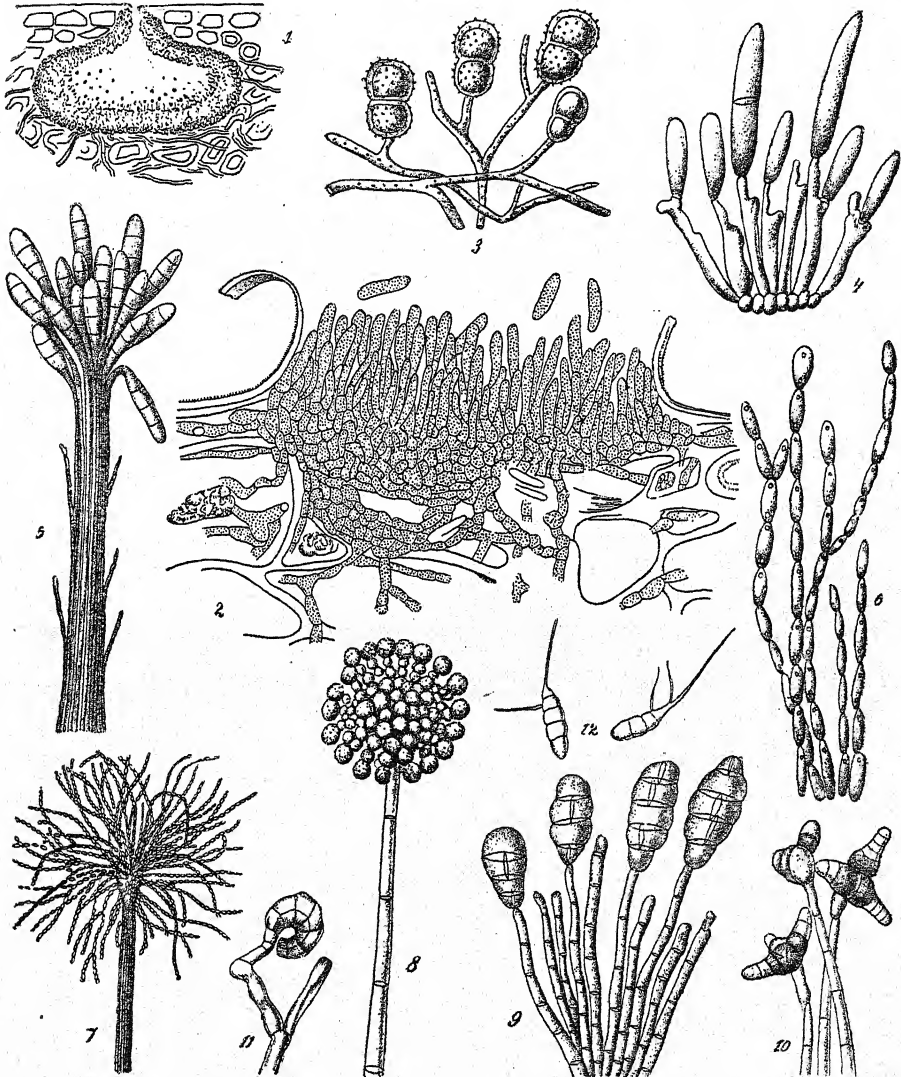


Abb. 168. *Fungi imperfecti*. — Fig. 1 *Sphaeropsidaceae*, Fig. 2 *Melanconieae*, Fig. 3–12. *Hyphomycetes*. — Fig. 1. *Phoma oleracea*. — Fig. 2. *Gloeosporium Lindemuthianum*. — Fig. 3. *Cosmariospora Bizzozzeriana*. — Fig. 4. *Ramularia Hellebori*. — Fig. 5. *Arthrosporium albicans*. — Fig. 6. *Torula antennata*. — Fig. 7. *Stysanus caput Medusae*. — Fig. 8. *Periconia pycnospora*. — Fig. 9. *Macrosporium trichellum*. — Fig. 10. *Triposporium ficinusium*. — Fig. 11. *Helicoma larvale*. — Fig. 12. *Mastigosporium album*. — Alle Fig. stark vergr. — Nach Lindau.

B. An Symbiose mit Algen angepaßte Pilze, Lichenes, Flechten⁶¹⁾.

Thallus von sehr verschiedenem Baue, entweder aus einem, wie bei den meisten anderen Pilzen, im Innern des Substrates lebenden Mycelium bestehend (hypophylöodischer Thallus, wenn im Innern von Pflanzenteilen; endolithisch, wenn im Innern von Gesteinen) oder mehr oder minder über das Substrat hervortretend (epiphylöodisch, bzw. epilithisch) und mit letzterem durch einzelne Hyphen oder Hyphenstränge (Rhizoiden) verbunden. Im letzteren Falle nimmt der Thallus sehr verschiedene und meist sehr regelmäßige Formen an; er wird krustenförmig (Krustenflechten, Abb. 172), blatt- oder bandartig (Laubflechten, Abb. 174) oder endlich stiel- oder strauchförmig (Strauchflechten, Abb. 175 u. 171, Fig. 1); dabei besitzt er gallertige, lederartige oder fleischig-brüchige Konsistenz und weist die verschiedensten, oft bunte Farben auf. Auch in anatomischer Hinsicht zeigt er recht verschiedenen Bau; er besteht in den einfachsten Fällen aus einem nicht weiter differenzierten Mycelium, weist jedoch zumeist eine Gliederung in dichteres, festeres Hautgewebe (Rindenschicht, Abb. 169, Fig. 2) und ein lockeres Grundgewebe (Markschichte, Abb. 169, Fig. 2) auf, in einzelnen Fällen ist ein deutliches, aus dickwandigen Hyphen bestehendes, der Länge nach verlaufendes Stranggewebe vorhanden (*Usnea*). Im Innern

⁶¹⁾ Vgl. bezüglich der allgemeinen Morphologie: Fünftück E. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 1. Teil, Abt. 1 (1898) und die dort zitierte Literatur; ferner Baur E., Zur Frage n. d. Sexual. d. *Collema*. Ber. d. d. bot. Ges., 1898; Üb. Anl. u. Entw. einig. Flechtenapoth., Flora, 1901; Unters. üb. d. Entw. d. Flechtenapoth. Bot. Zeitg., 1904. — Glück H., Entw. z. ein. vergl. Morph. d. Flechtenspermog. Verh. d. naturh.-med. Ver. Heidelberg., N. F., VI. Bd., 1898—1901. — Darbishire O. V., Üb. d. Apotheciumentw. v. *Physcia pulver.* Jahrb. f. w. Bot., XXXIV., 1900. — Steiner J., Üb. d. Funkt. u. d. syst. Wert d. Pyknokon. Festschr. d. Staatsgymnas. im VIII. Bez. Wien, 1901. — Fünftück M., Der gegenw. Stand der Flechtenk. Ber. d. d. bot. Ges., 1902. — Mezger O., Unters. üb. d. Entw. d. Flechtenfr. in Fünftück, Beitr. z. wissensch. Bot., V., 1903. — Wolff G. P., Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Flechtenapoth., Flora, 1905. — Nienburg W., Beitr. z. Entwicklungsgesch. einig. Flechtenapoth., Flora, 1907. — Bachmann E., Der Thallus d. Kalkfl., Ber. d. d. bot. Ges., XXXI., 1913. — Lindau G., Die Flechten, 1913. — Bezüglich der Stoffwechselprodukte: Zopfs und Hesses Arbeiten in Liebig's Annal. d. Chemie, CCLXXXIV., CCXLV., CCXLVII., CCC. Bd. etc.; ferner Zopf W., Die Flechtenstoffe in chem., bot., pharmak. u. techn. Beziehung, 1907; A. L. Smith, Lichens. Cambridge, 1921. — Bezüglich der Systematik: Körber G. W., Systema Lichenum Germaniae, 1855. — Nylander W., Synopsis method. Lichen., 1858—1860. — Stizenberger E., Lichenes Helvetici, 1880—1882. — Arnold F., Die Lichenen des fränkischen Jura, 1884—1885. — Tuckerman E., Synopsis of the N. Am. Lich., 1882 bis 1888. — Olivier H., Exposé syst. et descr. des Lichens de la France, 1897. — Jatta A., Sylloge Lichen. ital., 1900. — Hue A. M., Lich. extra-europ. a plurib. collect. ad Mus. Par. missi. Nouv. Arch. Mus. Paris, 1898—1901 und Lichenes morphologicae et anatomicae descripsit, ebendasselbst, 1912. — Zahlbruckner A. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., Abt. 1*, 1903—1907 und die reichen Literaturzitate daselbst; Catalog. Lichen. univers. Leipzig, 1921. — Harmand J., Lich. d. France, 3 part., 1905—1908. — Elenkin A. A., Lich. florum Ross. med. I., 1906. — Olivier H., Lich. d'Europe. Mem. soc. sc. nat. Cherbourg, XXVII., 1907 (Beginn). — Lynge B., Index spec. et var., quae collect. „Lich. exs.“ distrib. sunt. N. Mag. Naturv., LIV., 1916 u. Forts. — Smith A. L., A Monograph of the British Lichens. 2 Bde., 1911—1918.

des Thallus, und zwar zumeist in bestimmten Schichten (heteromerischer Thallus), seltener gleichmäßig verteilt (homöomerischer Thallus), finden sich „Algen“ (Abb. 169, Fig. 1—5, *a*), welche den verschiedensten systematischen Gruppen (*Schizophyceae*, und zwar *Chroococcales* und *Gloeosiphonales*;

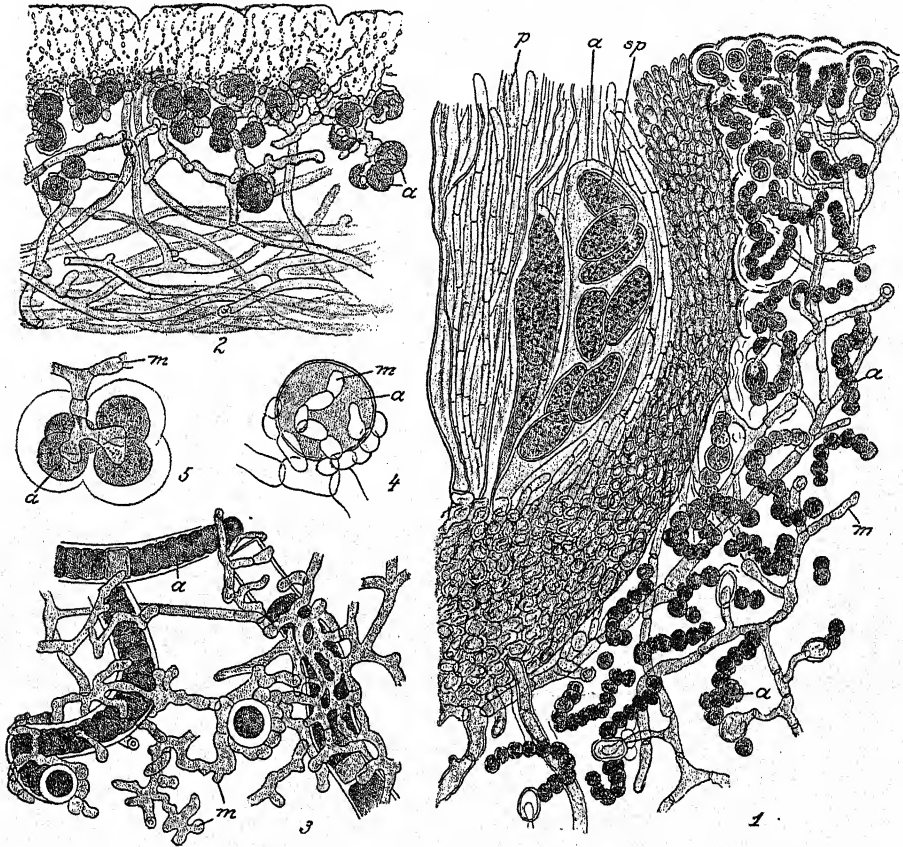


Abb. 169. Flechten, Bau des Thallus und der Apothecien. — Fig. 1. *Physma (Plectospora) minutula*. Schnitt durch den Rand eines Apotheciums; *a* (rechts unten) Gonidien, *a* (oben) Ascus, *sp* Sporen, *p* Paraphysen, *m* Mycelfäden; 500fach vergr. — Fig. 2. Querschnitt durch den Thallus von *Cladonia furcata*; 330fach vergr. — Fig. 3. Stück aus dem Thallus von *Stereocaulon ramulosum*; 650fach vergr. — Fig. 4. *Cladonia furcata*. Isolierte Gonidie *a* mit daran haftenden Hyphen *m*; 950fach vergr. — Fig. 5. *Synalissa ramulosa*. Isolierte Gonidien *a* mit daran haftender Hyphe *m*; 950fach vergr. — In Fig. 2—5 bedeutet *a* Gonidien, *m* Mycelfäden. — Nach Bornet.

Chlorophyceae, und zwar *Pleurococcaceae*, *Chroolepidaceae* u. a.) angehören und als Bestandteile des Flechtenthallus Gonidien genannt werden. In jeder Flechte findet sich in der Regel nur eine bestimmte Algenart. Die Verbindung der Hyphen der Markschichte mit den Algenzellen ist zumeist eine sehr innige, indem die ersteren sich den letzteren entweder innig anschmiegen

(Abb. 169, Fig. 4) oder geradezu Haustorien in das Innere derselben entsendenden (Abb. 169, Fig. 5). Der Thallus der meisten Flechten zeigt ein lange andauerndes, dabei langsames Wachstum; er vermag Perioden vollständiger Vegetationsruhe (Kälte, Trockenheit) zu überdauern, um sich nach denselben wieder weiter zu entwickeln. Eine Eigentümlichkeit vieler, besonders endolithischer Flechten ist das Vorkommen blasig erweiterter, fettes Öl enthaltender Hyphen (Sphäroidzellen, Ölhyphen).

Die Fortpflanzung und Vermehrung erfolgt auf verschiedene Art. Zunächst findet sich Soredien-Bildung als eine den Flechten eigentümliche und ihren ökologischen Verhältnissen entsprechende Fortpflanzungsart. Die Soredien sind Gonidienballen, welche sich, von Hyphen umspinnen, loslösen und mit diesen an geeigneten Stellen zu neuen Thallomen heranwachsen können. Die Soredien werden entweder durch Risse in der Rindenschichte frei oder indem ganze Thallusteile sich in Soredien auflösen und in eine pulverige oder körnige Masse umgewandelt werden; ihre Bildung ist der Fragmentation des Thallus, wie sie bei anderen Algen und Pilzen vorkommt, vollkommen analog. Manchmal ist die Soredienbildung auf bestimmt gebaute Teile des Thallus beschränkt, diese Teile nennt man Sorale. Loslösung berindeter Thallusstücke nennt man Isidien-Bildung. Wichtig für die Vermehrung ist auch die Areolierung krustiger Steinflechten; die Lagerschollen werden durch sekundäres Wachstum der Markhyphen von der Unterlage losgelöst, verschleppt und bilden den Ausgangspunkt neuer Flechtenlager.

Auch regelmäßig gestaltete Fortpflanzungsorgane werden von den Flechtenpilzen gebildet und stimmen im wesentlichen mit den Fruchtkörperformen jener Pilzgruppe, von welcher der betreffende Pilz abzuleiten ist, überein. Sie zeigen bei den wenigen bisher bekannten Basidiolichenen den Bau der Fruchtkörper der *Thelephoraceae* (Abb. 176); sie stimmen bei weitaus den meisten Flechten mit den Fruchtkörpern der Ascomyceten überein (Abb. 169, Fig. 1). Sie stehen dann als schüssel-, warzen- krug- oder wulstförmige Körper auf dem Thallus (Apothecium — bei den Discolichenen) und tragen im reifen Zustande auf der Oberfläche oder im Innern der Ausbuchtung ein aus Schläuchen und Paraphysen bestehendes Hymenium, oder sie stellen ringsum geschlossene, nur schließlich apikal sich öffnende Gebilde im Innern des Thallus dar (Perithecium — bei den Pyrenolichenen). Ab und zu finden sich auch in den Hymenien Gonidien (Hymenialgonidien), die dann zugleich mit den Askosporen zur Verbreitung gelangen.

Bei manchen Flechten kommen die Apothecien auf eigenen, von dem Thallus in der Form abweichenden Trägern (Podetium) vor (Abb. 175, Fig. 8 u. 9 p).

Bei einer größeren Anzahl von Ascolichenen wurde ein Befruchtungsvorgang festgestellt, welcher mit jenem Vorgange übereinstimmt, der bei den Ascomyceten als Typus III bezeichnet wurde (vgl. S. 193). Es bilden sich weibliche Hyphen (Askogonium), welche mit einem über den Thallus hervorragenden Trichogyn (Abb. 129, Fig. 1) enden. Zu gleicher Zeit werden

in eingesenkten oder oberflächlich sitzenden, meist kugeligen oder eiförmigen Spermogonien (Abb. 170) winzige Spermastien gebildet, welche sich den Trichogynen anlegen. Nach der Befruchtung entstehen aus dem Askogonium askogene Hyphen, welche genau so wie bei den Ascomyceten Asci liefern.

Bei anderen Flechten wurde dagegen nachgewiesen, daß aus den Askogonen ohne Befruchtung die Asci entstehen; manche dieser Formen entbehren auch der Spermogonien. In diesen Fällen scheint also Apogamie eingetreten zu sein. Ob die Mehrzahl der Flechten heute noch Befruchtung besitzt oder apogam ist, läßt sich noch nicht entscheiden. Es scheint, daß bei den primären

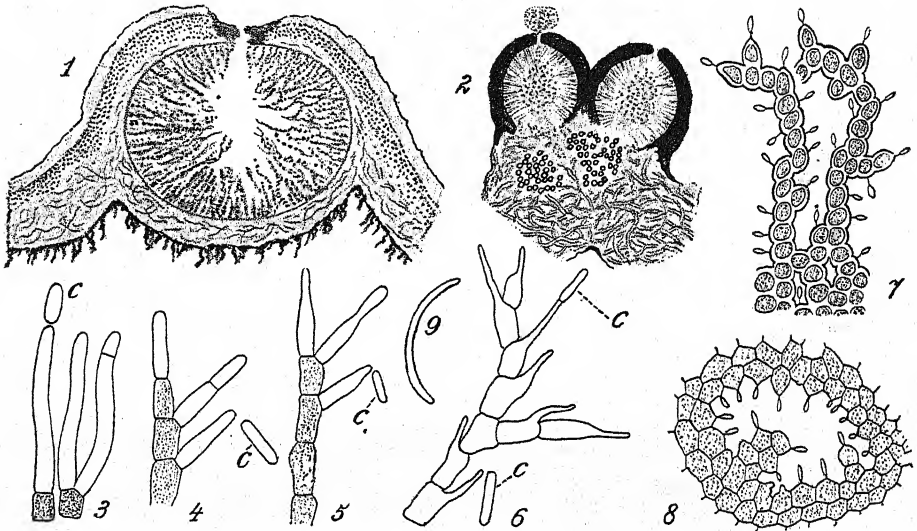


Abb. 170. Flechtenspermogonien, bzw. Pykniden und Bildung der Spermastien, bzw. Pyknokonidien. — Fig. 1. Eingesenkte Pyknide von *Sticta herbacea*; 48fach vergr. — Fig. 2. Freistehende Pykniden von *Plastysma fahlunense*; 192fach vergr. — Fig. 3–8. Verschiedene Typen der Pyknokonidienbildung, schematisch; Fig. 3 *Peltigera*-Typus; Fig. 4 *Psora*-Typus; Fig. 5 *Cladonia*-Typus; Fig. 6 *Parmelia*-Typus; Fig. 7 *Sticta*-Typus; Fig. 8 *Endocarpon*-Typus; c bedeutet in allen Fällen Pyknokonidie. — Fig. 9. Pyknokonidie des *Placodium*-Typus. — Nach Glück.

Typen einer Reihe Sexualität stets vorhanden ist und daß sich diese bei der Weiterentwicklung allmählich verliert.

Mit dieser Entscheidung hängt aber die definitive Bezeichnung jener bei den Flechten sehr verbreiteten Bildungen zusammen, welche im Bau ganz mit den Spermogonien übereinstimmen und spermastienähnliche Zellen entwickeln. Mit Rücksicht darauf, daß in mehreren Fällen nachgewiesen wurde, daß diese Zellchen keimfähig sind (was übrigens ihre Herkunft von Spermastien nicht ausschließt), hat man sie als Pyknokonidien und die sie ausbildenden Organe als Pykniden bezeichnet. Es dürfte auch zweckmäßig

sein, diese Ausdrücke so lange festzuhalten, bis in jedem einzelnen Falle die Sexualität festgestellt wurde.

Eine Übersicht über die verschiedenen, auch in systematischer Hinsicht wichtigen Typen der Pyknokonidienbildung bietet Abb. 170.

Nur bei wenigen Flechten sind schimmelartige Konidienträger, Oidium- und Chlamydosporenbildung beobachtet worden. Den Pyknokonidien ähnliche, aber durch bedeutendere Größe auffallende Bildungen werden als Stylosporen bezeichnet.

Eine Eigentümlichkeit mancher, besonders Urgebirgsgesteine bewohnender Flechten ist die Ausscheidung ockerfarbiger Eisenverbindungen an der Oberfläche des Thallus (z. B. *Lecidea silacea* u. a.). Für viele Flechten sind bestimmte organische Stoffwechselprodukte überaus charakteristisch. Zu diesen gehören vor allem die Flechtensäuren, von denen bereits eine große Zahl nachgewiesen wurde. Die Flechtensäuren sind sehr häufig lebhaft gefärbt und ihre Abscheidung bedingt mit die Färbung vieler Flechtenthallome.

Die Flechten sind in großer Formenmannigfaltigkeit über die ganze Erde verbreitet; sie finden sich infolge ihrer eigenartigen ökologischen Verhältnisse insbesondere vielfach an Orten, wo andere Pflanzen fehlen oder zurücktreten (arktische und Hochgebirgsregion, Steppengebiete — Gesteinsoberfläche, Baumborken etc.) und fallen dann auch oft infolge massenhaften Vorkommens sehr auf. Sie spielen in der Natur oft eine große Rolle, da viele von ihnen ganz wesentlich zur Verwitterung der Gesteine beitragen. Durch Ausscheidungsprodukte der Hyphen steinbewohnender Flechten wird die Gesteinsoberfläche entweder überhaupt aufgelöst oder es werden die Hyphen befähigt, in den Stein einzudringen, wodurch eine Lockerung der oberflächlichen Partien desselben herbeigeführt wird. Direkt schädliche Flechten gibt es kaum, dagegen sind manche genießbar, andere liefern Farbstoffe oder sind als Nahrungsmittel für Tiere in arktischen Gebieten (z. B. *Cladonia rangiferina*, die Renttierflechte) oder endlich infolge medizinischer Verwendbarkeit von Bedeutung⁶²⁾.

In den meisten älteren Pflanzensystemen wurden die Flechten als eine selbständige, den „Algen“ und „Pilzen“ gleichwertige Pflanzengruppe hingestellt. Infolge des Nachweises, daß die Gonidien Algen sind, die selbständig vollkommen lebensfähig sind, daß die Flechten mit den verschiedenen Pilztypen in den wesentlichsten Merkmalen vollständig übereinstimmen, wurde es klar, daß wir es hier nicht mit einer einheitlichen, selbständigen Pflanzengruppe zu tun haben, sondern mit Pilzen, welche sich einer bestimmten Art der Ernährung angepaßt haben, indem sie die organische Nahrung von assimilierenden Algen erhalten. Es handelt sich dabei nicht um einen einfachen Parasitismus, da die Algen nicht getötet, sondern bloß ausgenützt werden und diese Ausnützung auch für sie von einem gewissen Vorteile ist (Möglichkeit des Vorkommens an relativ trockenen Standorten). Man hat deshalb dieses ernährungsphysiologische Verhältnis, welches indes noch nicht den Zustand eines

⁶²⁾ Vgl. Schiffner V., Die Nutzpflanzen unt. d. Flecht. Naturw. Wochenschr., N. F., VIII., 1909.

physiologischen Gleichgewichtes erhalten hat und Schwankungen unterliegt, als einen Fall von Symbiose bezeichnet.

Was die Stellung der Flechten im Systeme anbelangt, so ist es zunächst klar, daß sie eine polyphyletische Organismengruppe darstellen: Pilze der verschiedensten Gruppen haben sich an die erwähnte Lebensweise angepaßt, um sich dann allerdings weiterhin selbständig zu entwickeln; die Folge davon ist, daß die Gruppe der Flechten in ihrer Gesamtheit etwas entwicklungsgeschichtlich nicht Einheitliches ist, daß dagegen kleinere Gruppen derselben, wie einzelne Familien, Gattungen etc. genetisch einheitliche Formenkreise darstellen können. Wenn es möglich wäre, für die natürlichen Formenkreise die systematische Zugehörigkeit des Ausgangspilzes derselben festzustellen, dann wäre es das Richtige, die ganze Gruppe in diese phylogenetisch einheitlichen Reihen aufzulösen und diese an den entsprechenden Stellen des Pilzsystems einzufügen⁶³). Dies ist aber heute noch nicht möglich. Es bleibt daher nichts anderes übrig, als die Flechten vorläufig noch als eine provisorische Gruppe von Pilzen mit eigentümlichen Ernährungsverhältnissen fortbestehen zu lassen; erleichtert wird dieser Standpunkt durch eine Reihe morphologischer Eigentümlichkeiten der Flechten (Thallusbau). Das im nachstehenden wiedergegebene System ist dasjenige, welches am meisten dem heutigen Stande der Kenntnisse Rechnung trägt⁶⁴). Eine Anzahl von Familien von geringerer Bedeutung ist hier weggelassen.

1. Gruppe. Ascolichenes.

Flechten, deren Pilze in den Fortpflanzungsorganen (Apothecien oder Peritheccien), speziell im Baue des Hymeniums mit jenen von Ascomyceten übereinstimmen; das Hymenium besteht aus Schläuchen und Paraphysen.

1. Untergruppe. *Pyrenolichenes*. Fruchtkörper (Perithecium) lange geschlossen bleibend, schließlich mit einem Loche sich öffnend.

1. Familie. *Verrucariaceae*. Thallus krustenförmig, heteromerisch. Gonidien: *Pleurococcus*.

Verrucaria (Abb. 171, Fig. 4), Fruchtkörper eingesenkt, Sporen einzellig; häufig auf Felsen, Steinen: *V. calciseda*, *V. rupestris*, *V. muralis*. — *Thelidium*; Sporen zweizellig; zahlreiche Arten auf Felsen. — *Staurothele*, *Polyblastia*; Sporen mauerartig-vielzellig.

2. Familie. *Dermatocarpaceae*. Thallus laubartig. Gonidien: *Pleurococcus*.

Dermatocarpon minutum (Abb. 171, Fig. 3 u. 5) an Felsen und Steinen, besonders an zeitweise benäßten; *D. fluviatile* in Bächen und an feuchten Felsen.

3. Familie. *Pyrenulaceae*. Thallus krustenförmig. Gonidien: *Trentepohlia*.

Pyrenula; Sporen gefärbt; z. B. *P. nitida* auf Rinden. — *Arthopyrenia* mit ungefärbten Sporen, z. B. *A. gemmata* und *A. punctiformis* auf Baumrinden, *A. conoidea* an Steinen. — *Porina*, *Pseudopyrenula*.

⁶³) Vgl. Lindau G., Die Beziehungen der Flechten zu den Pilzen. Hedwigia, Bd. XXXIV.

⁶⁴) Vgl. Zahlbruckner A. in Engler A., Syllabus der Pflanzenfam. Gr. Ausg. 2. Aufl., 1898, und insbesondere in Engler A. und Prantl K., Die natürl. Pflanzenfam., I. Teil, Abt. 1*. — In Anbetracht der oben charakterisierten Natur des Flechtensystems ist es von geringer Bedeutung, daß die Reihenfolge *Pyrenolichenes* — *Discolichenes* nicht der Aufeinanderfolge der Pilzgruppen der *Discomycetes* und *Pyrenomycetes* im Pilzsysteme entspricht.

4. Familie. **Strigulaceae**. Thallus kleine Rosetten bildend, mit *Cephaleuros*- und *Phyllactidium*-Gonidien, vorherrschend auf perennierenden Blättern in den Tropen.

Strigula, *Phylloporina*.

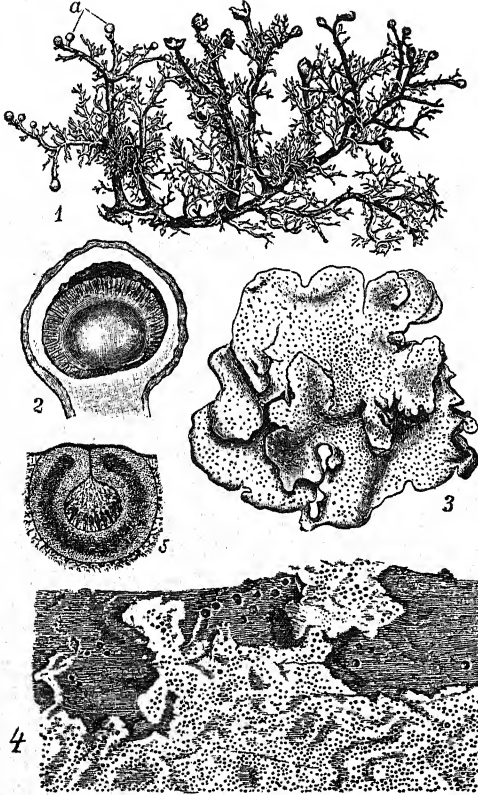


Abb. 171. Flechten. — Fig. 1. *Sphaerophorus coralloides*; nat. Gr. — Fig. 2. Längsschnitt durch ein halbreifes Apothecium; etwas vergr. — Fig. 3. *Dermatocarpon miniatum*; nat. Gr. — Fig. 4. Thallus von *Verrucaria calciseda* mit Peritheciis, auf einem Steine; nat. Gr. — Fig. 5. Längsschnitt durch ein Perithecium von *Dermatocarpon*; vergr. — Fig. 1, 3, 4 Original, Fig. 2 u. 5 nach Tulasne.

5. Familie. **Pyrenidiaceae**. Thallushomöomerisch. Gonidien: *Nostoc* oder *Scytonema*.

Pyrenidium, auf Felsen und Steinen in England.

2. Untergruppe. **Disco-lichenes**. Fruchtkörper (Apothecium) den Bau der Discomyceten Fruchtkörper aufweisend.

A. **Coniocarpineae**. Apothecien meist kugelig, zuletzt geöffnet. Paraphysen über die Asci hinauswachsend und dort ein Netzwerk bildend. Die Sporen bilden eine lange haften bleibende Masse („Mazädium“). Pilze mit den *Protocaliciaceae* (S. 202) übereinstimmend.

1. Familie. **Caliciaceae**. Thallus krustenförmig; Fruchtkörper kugelig, gestielt.

Sporen kugelig, ungeteilt: *Sphinctrina* mit kurz gestielten Apothecien auf anderen Flechten, z. B. *S. turbinata*. — *Chaenotheca* (z. B. *Ch. acicularis* auf Baumrinden) und *Coniocybe* (z. B. *C. nivea* auf Baumstämmen, *C. furfuracea* auf Wurzeln, Erde u. dgl.) mit langgestielten Apothecien. — Sporen länglich, septiert: *Calicium* (Abb. 172, Fig. 4) (z. B. *C. hyperellum* und *C. lenticulare* auf Rinde und Holz) mit langgestielten Apothecien. Mehrere Arten ohne krustenförmigen Thallus, z. B. *C. parietinum*.

2. Familie. **Cypheliaceae**. Thallus krustenförmig; Fruchtkörper sitzend. *Cyphelium*; verbreitet ist *C. tigillare* auf trockenem Holze. — *Tylophoron*.

3. Familie. **Sphaerophoraceae**. Thallus strauchförmig; Fruchtkörper anfangs eingeschlossen, später durchbrechend.

Sphaerophorus coralloides (Abb. 171, Fig. 1) besonders in gebirgigen Gegenden an Baumstrünken, Felsen und Erde, mit stielrunden Thallusästen; *Sph. compressus* mit flachen Ästen.

B. Graphidineae. Apothecien langgestreckt, asymmetrisch oder eckig, nur selten rund. Paraphysen mit den Sporen kein „Mazädium“ bildend. Pilze den *Hysteriineae* (S. 202) und *Phacidiineae* (S. 202) ähnlich.

1. Familie. **Arthoniaceae.** Thallus krustenförmig. Apothecien sehr verschieden geformt, unberandet.

Arthonia mit zahlreichen, stein- oder rindenbewohnenden Arten, insbesondere in tropischen oder subtropischen Gebieten. — *Arthothelium*.

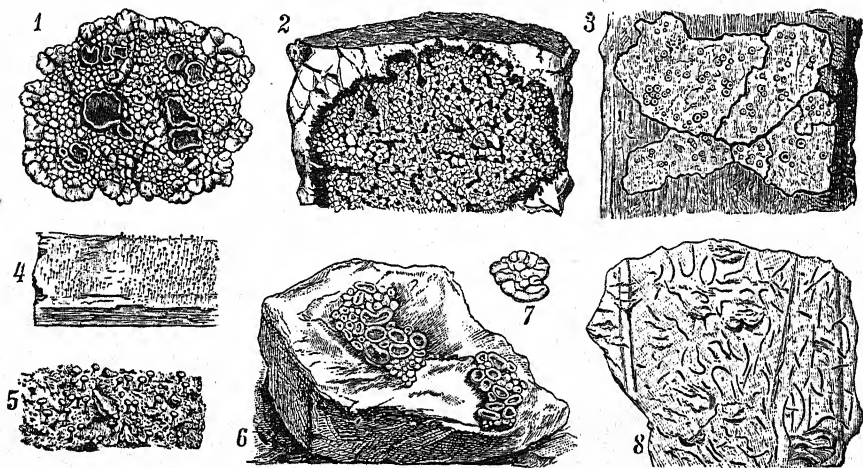


Abb. 172. Flechten. — Fig. 1. *Ochrolechia tartarea*. — Fig. 2. *Rhizocarpon geographicum*. — Fig. 3. *Lecanora subfusca*. — Fig. 4. *Calicium*. — Fig. 5. *Baecomyces roseus*. — Fig. 6. *Lecanora esculenta*. — Fig. 7. Dieselbe, losgelöster und abgerundeter Thallus. — Fig. 8. *Graphis scripta*. — Nat. Gr. — Original.

2. Familie. **Graphidaceae.** Thallus krustenförmig. Apothecien meist langgestreckt, berandet.

Opegrapha varia und *O. atra* häufig auf Laubholzrinden. — *Graphis* (Abb. 172, Fig. 8) mit zahlreichen Arten auf Baumrinden, z. B. *G. scripta*, sehr verbreitet. — *Phaeographis*, *Graphina*, gleichfalls artenreich. — *Xylographa*.

3. Familie. **Chiodectonaceae.** Thallus krustenförmig. Apothecien in größerer Zahl in einem Stroma vereinigt.

Chiodecton und *Sarcographa* insbesondere in wärmeren Gebieten.

4. Familie. **Roccellaceae.** Thallus strauchförmig. Gonidien: *Trentepohlia*.

Roccella-Arten (Abb. 175, Fig. 3), so *R. Montagnei*, *R. fuciformis*, besonders aber *R. tinctoria*, *R. Arnoldi* und *R. fucoides* liefern Farbstoffe: Orseille⁶⁵⁾ und Lackmus. Die

⁶⁵⁾ Vgl. Czapek F., Über Orseillegärung. Zentralbl. f. Bakteriöl., 1898.

meisten dieser Arten bewohnen felsige Küsten des Mittelmeeres und des Atlantischen Ozeans; nur wenige auf holziger Unterlage.

C. Discocarpineae. Reife Apothecien scheibenförmig oder becherförmig. Paraphysen mit den Sporen kein „Mazädium“ bildend. Pilze meist den *Pezizineae* ähnlich.

1. Familie. **Gyalectaceae.** Thallus krustenförmig, homöomerisch oder heteromerisch. Apothecien meist eingesenkt. Gonidien: *Trentepohlia*.

Gyalecta cupularis an Felsen; *G. truncigena* an Rinden. — *Ionaspis*, *Microphiale*.

2. Familie. **Coenogoniaceae.** Thallus schwammartig-fädig oder flockige Räschen bildend, homöomerisch. Gonidien: *Trentepohlia*.

Coenogonium insbesondere in wärmeren Gebieten, so *C. Leprieurii* in den Tropen weit verbreitet.

3. Familie. **Ephebaceae.** Thallus verzweigt-fädig oder krustenförmig, homöomerisch. Apothecien 8sporig. Gonidien *Stigonema* und *Scytonema*. *Ephebe lanata* an zeitweise feuchten Urgebirgsfelsen. — *Polychidium*.

4. Familie. **Pyrenopsidaceae.** Der vorigen Familie ähnlich. Gonidien: *Chroococcales*.

Thyrea pulvinata. — *Psorotichia*, *Pyrenopsis*.

5. Familie. **Collemataceae.** Thallus homöomerisch oder pseudoparenchymatisch berindet, krustenförmig oder blattartig, meist dunkelgefärbt, gallertig. Gonidien: *Nostocaceae*.

Sporen ungeteilt: *Physma compactum* an Felsen, auf der Erde, auf Moosen etc. — Sporen mehrzellig: *Collema pulposum* auf der Erde, auf Moosen, an Baumstämmen, *C. multifidum* auf Felsen und Erde; *Leptogium tremelloides*, *tenuissimum* u. a. auf Felsen, Erde, zwischen Moosen.

6. Familie. **Pannariaceae.** Thallus schuppig-krustenförmig, heteromerisch, nicht gallertig. Gonidien: *Schizophyceae*.

Parmeliella microphylla auf Felsen. — *Pannaria*-Arten (Abb. 174, Fig. 6) auf Erde, Rinden etc. — *Psoroma*.

7. Familie. **Stictaceae.** Thallus blattartig, mitunter gestielt, verzweigt, heteromerisch, an der Unterseite mit Rhizoiden befestigt. Apothecien deutlich berandet. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae* und *Nostocaceae*.

Artenreiche Gattungen: *Lobaria*; *L. Pulmonaria* auf Laubbäumen und Felsen, oft sehr große Thallome entwickelnd. — *Sticta*; verbreitet insbesondere in den Tropen und Subtropen, so z. B. *S. sinuosa*, *S. crocata*, *S. filicina* (Abb. 174, Fig. 2) u. a.

8. Familie. **Peltigeraceae.** Thallus blattartig, oft verzweigt, an der Unterseite mit Rhizoiden befestigt. Apothecien ohne thallösen Rand. Gonidien wie bei voriger Familie.

Peltigera mit oft sehr ansehnlichem Thallus, mehrere Arten sehr verbreitet, so *P. canina*, *rufescens*, *polydactyla*, *venosa* (Abb. 174, Fig. 3 u. 4) mit oberseits glattem Thallus auf bemoosten Plätzen, Wiesen, an Felsen etc., *P. aphthosa* mit oberseits schwarzwarzigem Lager an ähnlichen Orten. — *Solorina* mit sackartig vertieften Apothecien; *S. crocea* mit unterseits orangeroten Lagern auf silikatreicher Erde, insbesondere in Gebirgen, *S. saccata* (Abb. 174, Fig. 5) auf Erde verbreitet. — *Nephroma*.

9. Familie. *Lecideaceae*. Thallus krustenförmig, heteromerisch. Apothecien vom Thallus nicht berandet, nicht eingesenkt. Gonidien: *Pleurococcus*.

Lecidea; häufige Arten auf Urgebirgsfelsen: *L. crustulata*, *L. confluens*, *L. coarctata*; auf Kalkfelsen: *L. fuscovirens*; auf Erde und Moosen: *L. fusca*; auf kalkhaltiger Erde: *L. decipiens*, *L. lurida*; auf Holz und Rinden: *L. parasema*, *L. olivacea* etc. — *Rhizocarpon*; *R. geographicum* (Abb. 172, Fig. 2) mit gelbem Thallus, besonders auf silikatreichen Gesteinen, *R. Montagnei* ebenso, mit grauem oder braunem Thallus. — *Toninia*; *T. candida* und *T. vesicularis* auf Erde und Felsen. — *Bacidia*.

10. Familie. *Cladoniaceae*. Thallus krustenförmig oder blattartig, horizontal, oft früh schwindend, mit aufrechten, stiel-, röhren- oder trichterförmigen, oft verzweigten Podetien, die vielfach, besonders im unteren Teile auch noch blattartige Thalluslappen tragen. Apothecien an den Enden oder Rändern der Podetien.

Cladonia (Abb. 175, Fig. 4, 5, 8, 9; Abb. 173), arten- und formenreiche Gattung. Verbreitete Arten: Apothecien braun: *C. gracilis* mit schlanken, oft sehr langen Podetien, *C. degenerans* mit becherförmigen, am Rande stark zerschlitzten Podetien, *C. fimbriata* und *C. pyxidata* (Abb. 175, Fig. 9) mit wenig zerschlitzten, becherförmigen Podetien, alle in lichten Wäldern, auf Heideerde. — Apothecien rot: *C. macilenta*, *C. digitata*, *C. coccifera*, *C. bellidiflora* auf faulem Holze, zwischen Moosen, besonders in Gebirgen. — *C. verticillaris* (wärmere Teile von Amerika, vgl. Abb. 173), bemerkenswert durch die quirlig stehenden Verbreiterungen der Podetien. — *C. rangiferina* (Abb. 175, Fig. 4 u. 5), das „Renntiermoos“ oder die „Renntierflechte“, besitzt stark verzweigte, stielrunde Podetien, braune Apothecien, ist im arktischen Gebiete, überdies insbesondere in Gebirgsgegenden außerordentlich verbreitet, wird in Skandinavien und Rußland zur Alkoholfabrikation verwendet und spielt eine Hauptrolle bei der Ernährung arktischer Säugetiere. — *Stereocaulon* (Abb. 175, Fig. 6) mit verzweigten, stark körnig beschuppten Podetien; *St. tomentosum*, *St. coralloides* u. a. auf Erde und Felsen verbreitet. — *Baeomyces* mit kopfförmigen, auf kurzen Trägern befindlichen Apothecien; *B. roseus* mit fleischfarbigen Apothecien (Abb. 175, Fig. 5) auf Sand- und Heideboden, *B. byssoides* mit braunen Apothecien an ähnlichen Stellen, auch an Felsen.

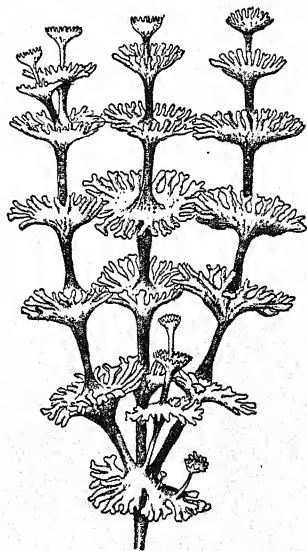


Abb. 173. *Cladonia verticillaris*, nat. Gr. — Nach Goebel.

11. Familie. *Gyrophoraceae*. Thallus blattartig, oft wenig gelappt, an Ober- und Unterseite mit Rindenschichte, an der Mitte der Unterseite befestigt. Apothecien zumeist rillig. Gonidien: *Pleurococcus*.

Gyrophora (Abb. 174, Fig. 7 u. 8) unterseits mit Rhizoiden; *G. cylindrica*, *hirsuta* u. a. häufig auf Felsen; *G. esculenta* der japanischen Gebirge wird gegessen („Iwatake“). — *Umbilicaria pustulata* mit dickhäutigem, rhizoidenlosem Thallus und blasenförmigen Aufreibungen desselben, an Urgesteinsfelsen in Gebirgen.

12. Familie. *Acarosporaceae*. Thallus krustenförmig oder blattartig. Apothecien scheibenförmig (Scheibe mitunter punktförmig). Schläuche vielsporig. Gonidien: *Pleurococcus*.

Thelocarpon, *Biatorella*, *Acarospora*.

13. Familie. *Pertusariaceae*. Thallus krustenförmig. Apothecien mit punktförmiger, enger Scheibe, selten ausgebreitet. Sporen meist auffallend groß und dickwandig, mit vielen Keimschläuchen keimend. Gonidien: *Chlorophyceae*.

Pertusaria communis sehr häufig auf Rinden von Laubbäumen und auf Felsen. *P. pustulata* und *P. leioplaca* auf Rinden u. a. Soredienbildung häufig.

14. Familie. *Lecanoraceae*. Thallus meist krustenförmig. Apothecien mit thalloidischem Rand, dauernd dem Thallus eingesenkt oder ihm dicht aufsitzend. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae*.

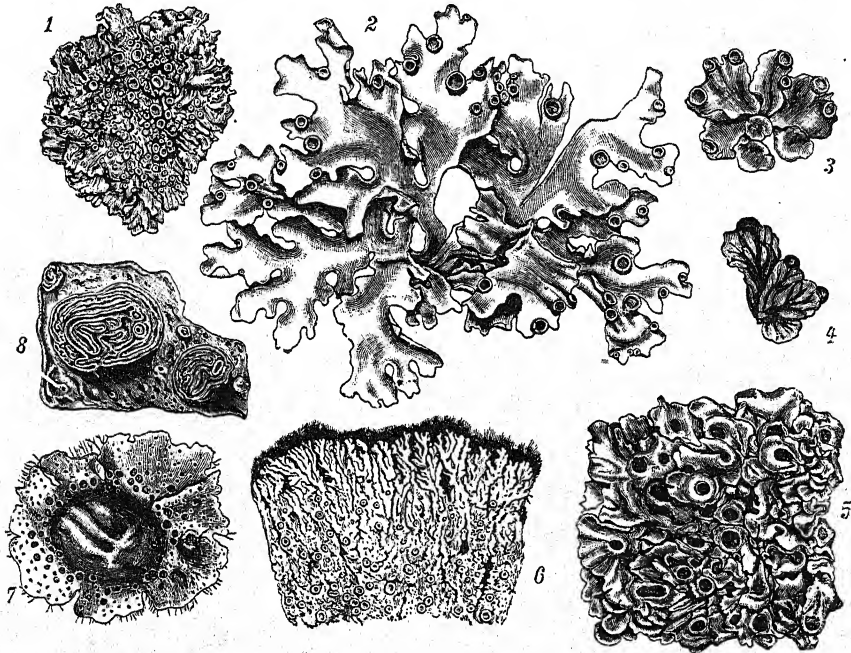


Abb. 174. Flechten. — Fig. 1. *Xanthoria parietina*. — Fig. 2. *Sticta filicina*. — Fig. 3. *Peltigera venosa*. — Fig. 4. Dieselbe, Thallus von unten. — Fig. 5. *Solorina saccata*. — Fig. 6. *Pannaria Mariana*. — Fig. 7. *Gyrophora proboscidea*. — Fig. 8. Zwei Apothecien derselben. — Fig. 1–7 nat. Gr., 8 vergr. — Original.

Lecanora, artenreiche und sehr verbreitete Gattung; *L. subfusca* (Abb. 172, Fig. 3) sehr häufig auf Rinde und Holz; ebenso *L. varia* und *L. symmicta*; *L. saxicola*, *L. calcarea*, *L. badia* u. a., besonders an Felsen; *L. coerulesa* mit blauem Lager auf Kalkfelsen in Mittel- und Südeuropa; *L. esculenta* (Steppen und Wüsten im Orient und in Nordafrika) wird gegessen (Abb. 172, Fig. 6 u. 7), gleichwie mehrere verwandte Arten („Mannaflechten“). — *Haematomma ventosum* mit gelbgrünem Lager und blutroten Apothecien, an Urgebirgsfelsen. — *Ochrolechia tartarea* (Abb. 172, Fig. 1) auf Rinden und Gestein, *O. parella* auf Felsen, *O. pallescens* auf Rinden, liefern (besonders die beiden ersterwähnten) Lackmus („Erdorseille“ des Handels). — *Icmadophyla ericetorum* mit grüngrauem Thallus und fleischroten Apothecien auf faulem Holze. — *Lecania*.

15. Familie. *Parmeliaceae*. Thallus blattartig oder fast strauchförmig, aber dann mit flachen Ästen, fast immer geteilt oder verzweigt, mit Rhizoiden

befestigt. Apothecien vom Lager berandet. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae*.

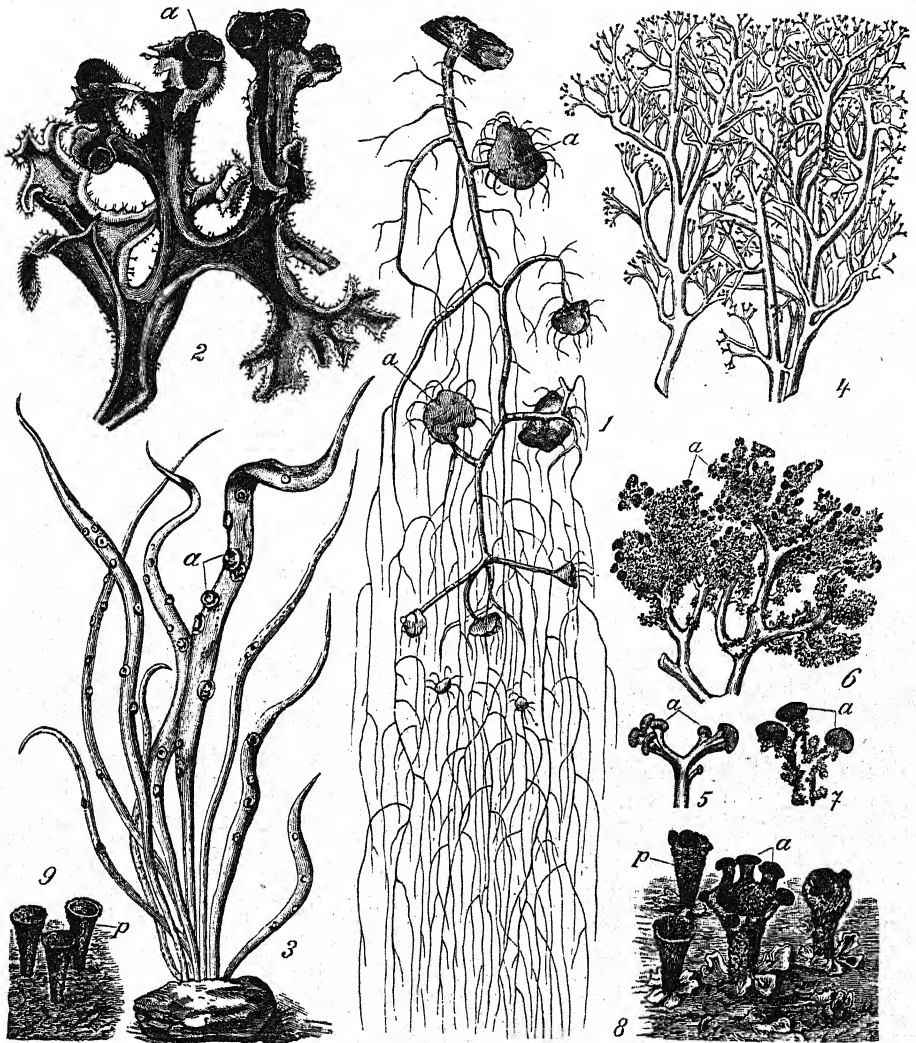


Abb. 175. Flechten. — Fig. 1. *Usnea barbata*. — Fig. 2. *Cetraria islandica*. — Fig. 3. *Roccella hypomecha*. — Fig. 4. *Cladonia rangiferina*. — Fig. 5. Astspitzen derselben mit Apothecien. — Fig. 6. *Stereocaulon tomentosum*. — Fig. 7. Astspitzen desselben mit Apothecien. — Fig. 8. *Cladonia coccifera*, p Podetien. — Fig. 9. *Cladonia pyxidata*, p Podetien. — Fig. 1—4, 6, 8—9 nat. Gr., 5 u. 7 etwas vergr. — *a* bedeutet in allen Figuren Apothecium. — Original.

Parmelia, Thallus blattartig, hor zontal ausgebreitet; *P. saxatilis*, *physodes*, *cylisphora* (= *P. caperata*), *prolixa*, verbreitet an Borken und Steinen. — *Cetraria*, Thallus seltener ausgebreitet, meist aufstrebend oder aufrecht stehend; *C. cucullata* und *C. nivalis* mit gelbem Thallus, zwischen Moosen in Hochgebirgen; *C. islandica* („isländisches Moos“ oder „isländische Flechte“) (Abb. 175, Fig. 2) verbreitet im arktischen Gebiete,

ferner in Gebirgsgegenden, wächst auf dem Boden, oft auf weite Strecken denselben bedeckend, findet Verwendung als Arzneimittel und in hochnordischen Gebieten als Nahrungsmittel. — *Candelaria concolor* mit gelbem Thallus, auf Rinden etc. verbreitet.

16. Familie. **Usneaceae**. Thallus strauchförmig, aufrecht stehend oder hängend, die Äste stielrund oder flach, nur am Grunde befestigt. Apothecien vom Lager berandet. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae*.

A. Thallusäste meist abgeflacht, dorsiventral: *Evernia Prunastri*, an Baumrinden häufig. — *Letharia divaricata* u. *L. vulpina*, gleichfalls an Baumrinden, letztere durch die grüngelbe Farbe sehr auffallend und besonders auf Coniferen im Hochgebirge und in subarktischen Gebieten. — *Ramalina fraxinea* und *R. pollinaria* sehr verbreitet, *R. reticulata* mit netzartig durchbrochenem Thallus in Kalifornien. — B. Thallusäste meist stielrund, radiär gebaut: *Usnea barbata* (Abb. 175, Fig 1) mit den Formen *florida* (aufrecht) und *longissima* (hängend), der „Baumbart“ oder die „Baumbartflechte“ an Bäumen, altem Holze, doch auch an Felsen sehr verbreitet. — *Alectoria iubata* mit fadenförmigen, dunkelgrauen Ästen an Bäumen und Holz, *A. ochroleuca* mit gelbem Thallus auf Erde; beide besonders in Hochgebirgen. — *Thamnoia vermicularis* mit weißem Lager auf der Erde in arktischen Gebieten und auf Hochgebirgen.

17. Familie. **Caloplacaceae**. Thallus krustig; Sporen farblos, polarzweizellig.

Blastenia; *Caloplaca* (mit gelbem Thallus, auf Steinen häufig).

18. Familie. **Buellieaceae**. Thallus krustig; Sporen braun, polarzweizellig oder mit dünnem Septum.

Buellia, *Rinodina*.

19. Familie. **Theloschistaceae**. Thallus schuppen- oder blatt- oder strauchförmig. Apothecien anfangs eingesenkt, dann hervortretend, meist gelb, vom Lager berandet. Sporen polarzweizellig, gelb. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae*.

Xanthoria parietina auf den verschiedensten Substraten ungemein verbreitet (Abb. 174, Fig. 1).

20. Familie. **Physciaceae**. Thallus blattartig oder strauchförmig. Apothecien meist braun oder schwarz. Sporen wie bei der vorhergehenden Familie, aber braun. Gonidien: einzellige *Chlorophyceae*.

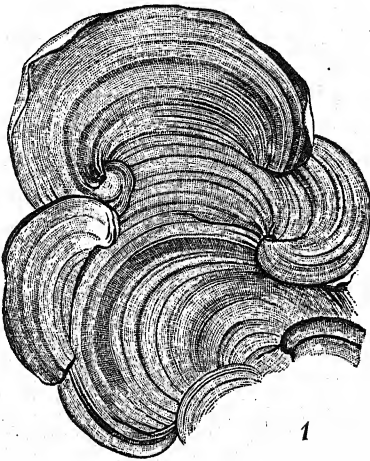
Physcia stellaris und *Ph. pulverulenta* auf Baumrinden sehr verbreitet; *Ph. caesia* an Felsen. — *Anaptychia ciliaris* an Rinden, seltener an Felsen sehr häufig.

2. Gruppe. Basidiolichenes.

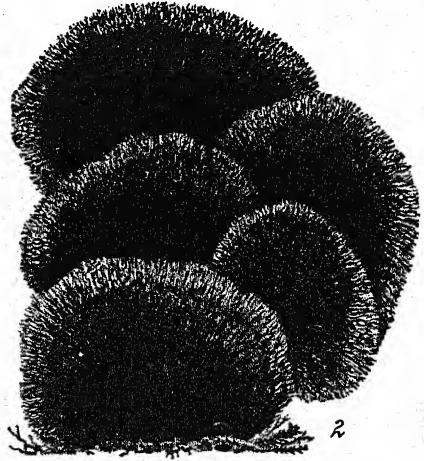
Flechten, deren Pilze in den Fortpflanzungsorganen, speziell im Baue des Hymeniums mit jenen von Basidiomyceten übereinstimmen. Basidien mit Basidiosporen.

Die bisher sichergestellten Formen der *Basidiolichenes* stimmen durchwegs im Baue des Pilzes mit den Hymenomyceten überein; sie bilden die Untergruppe der *Hymenolichenes*⁶⁶).

⁶⁶) Mattiolo O., Contrib. allo stud. d. gen. *Cora*. N. Giorn. bot. Ital., XIII, 1881. — Johow F., Die Gruppe d. Hymenolich. Jahrb. f. wissensch. Bot., XV., 1884. — Möller A., Üb. eine Theleph., welche d. Hymenolich. bildet. Flora, LXXVII, 1893.



1



2

Abb. 176. *Basidiolichenes*. — Fig. 1. *Cora Pavonia*. — Fig. 2. *Dictyonema sericeum*. — Nat. Gr. — Original.

Der ganze Thallus hat eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Fruchtkörpern von *Hymenomyces*, speziell mit denen gewisser *Stereum*-Arten. Tatsächlich wurde auch eine *Stereum*-Art, das *St. hymenolichenum*, welches auch saprophytisch vorkommt, als einer der Komponenten der Hymenolichenen nachgewiesen. Hymenien auf der Unterseite des Thallus. Gonidien: *Scytonemataceae* und *Chroococcales*.

Als Vertreter einer zweiten Untergruppe der *Basidiolichenes*, der der *Gasterolichenes*, wurden einige Formen (den Gattungen *Trichocoma* und *Emericella* angehörig) beschrieben. Bei diesen sollte es sich um eine symbiotische Verbindung von *Lycoperdon*-ähnlichen Gasteromyceten mit Algen handeln. Nach späteren Untersuchungen ist diese ganze Untergruppe zu streichen⁶⁷⁾.

Cora (Abb. 176, Fig. 1 und Abb. 178). Thallus flach, glatt, konzentrisch gefurcht, aus einzelnen oder zahlreichen kreisförmigen oder halbkreisförmigen Scheiben bestehend. *C. Pavonia*, in den Tropen, besonders in Südamerika, verbreitet und vorherrschend auf

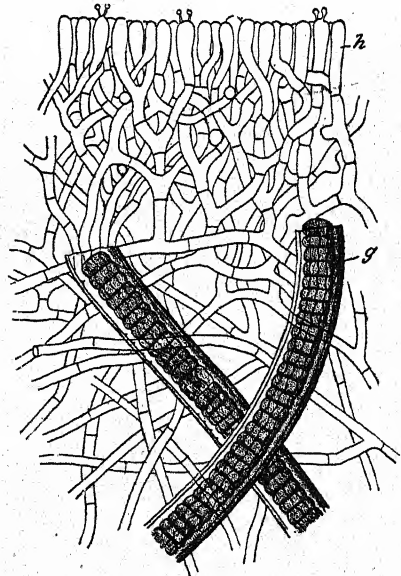


Abb. 177. *Basidiolichenes*. — *Dictyonema sericeum*. Stück eines Querschnitts durch einen sporenbildenden Thallus. — g Gonidien (*Scytonema*), h Hymenium. 180fach vergr. — Original.

⁶⁷⁾ Vgl. Fischer E., in Hedwigia, Bd. XXIX., 1890 und Patouillard N. in Bull. soc. mycol. d. Fr., VII., 1891.

nackter Erde. — *Dictyonema* (Abb. 176, Fig. 2 und Abb. 177). Thallus faserig, scheibenförmig oder aus mehreren scheibenförmigen Stücken bestehend, manchmal in unregel-



Abb. 178. *Cora Pavonia* auf einer Lateritwand bei S. Paulo in Südbrasilien. — Original.

mäßig geformte mycelartige Bildungen sich auflösend („*Laudatea*“-Form). *D. sericeum* in den Tropen verbreitet.

VII. Stamm. Cormophyta.

Stets vielzellig. Zellen der vegetativen Entwicklungsstadien mit Kern und Membran; in den Kohlensäure assimilierenden Zellen Chlorophyll. Sexuelle Fortpflanzung stets vorhanden (einzelne Ausnahmen sind auf den Verlust dieser Fortpflanzungsfähigkeit zurückzuführen); daneben, insbesondere bei den entwicklungsgeschichtlich tiefer stehenden Formen, mannigfache Arten vegetativer Fortpflanzung. Mit Ausnahme abgeleiteter Formen autotroph.

Bei der Gesamtheit der Cormophyten tritt deutlich die Tendenz der Ausbildung von Fortpflanzungsorganen außerhalb des Wassers hervor; bei den einfacheren Formen äußert sich dieselbe in einem Generationswechsel, bei dem wenigstens eine Art der Fortpflanzung außerhalb des Wassers, respektive des feuchten Mediums erfolgt; bei den entwicklungsgeschichtlich höher stehenden Formen wird dieser Generationswechsel immer mehr verdeckt, die ganze Pflanze erscheint an das Landleben angepaßt (Ausnahmen sind abgeleitete Formen). Mit dieser Anpassung steht eine gesetzmäßige Gliederung in Wurzel, Stamm und Blatt¹⁾, ebenso die fortschreitende Ausbildung von Leitungsbahnen für die aufgenommene Nahrung und für die Assimilate im Zusammenhang.

Die Cormophyten zeigen schon in ihren einfachsten Vertretern hohe Organausbildung; es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß schon diese keine ursprünglichen Typen darstellen, sondern daß ihnen solche von einfacherem Baue vorausgegangen sind. Man hat mehrfach den Versuch gemacht, phylogenetische Beziehungen zwischen den einfachsten Cormophyten, also den Bryophyten, und Vertretern der früher besprochenen Stämme ausfindig zu machen, und hat dabei insbesondere auf drei Gruppen hingewiesen, auf die *Coleochaete*-

¹⁾ Da, wie die folgenden Abschnitte zeigen sollen, die Entwicklung der Cormophyten mit der Anpassung autotropher Pflanzen an die terrestrische Lebensweise Hand in Hand geht, ist es verständlich, daß die Ausbildung der drei Organkomplexe, welche eine autotrophe, terrestrische Pflanze braucht (Wurzel, Stamm, Blatt), geradezu als charakteristisch hervortritt; da es sich aber hierbei um ein schließlich auf eine Anpassung zurückführbares Merkmal handelt, ist es begreiflich, daß einzelne dieser Organe bei Cormophyten von relativ ursprünglicher oder von abgeleiteter Lebensweise fehlen und ganz rückgebildet werden können, daß ähnliche Organe bei Pflanzen anderer Stämme vorkommen; ebenso wird es verständlich sein, daß im Laufe der Entwicklung der Cormophyten sich bei einzelnen Gruppen derselben in Anpassung an besondere Lebensbedingungen weitere Organkategorien ausbildeten, z. B. Haustorien bei Parasiten.

taceae (S. 160) und Characeae (S. 169) unter den Chlorophyceen und auf die *Phaeophyta* S. 115²⁾). In der Tat sind Analogien mit allen diesen Gruppen vorhanden; unzweifelhafte Hinweise auf phylogenetische Beziehungen sind aber nicht zu finden. Damit soll aber nicht geleugnet werden, daß, wenn wir den Versuch machen, uns eine Vorstellung von den mutmaßlichen Vorfahren der Cormophyten zu bilden, speziell Pflanzen von dem Baue der Chlorophyceen am ehesten in Betracht zu ziehen sind (vgl. auch S. 284). So unklar mithin heute noch die phylogenetische Ableitung der Cormophyten ist, so sicher kann anderseits angenommen werden, daß der Stamm der Cormophyten in der im folgenden angenommenen Umgrenzung phylogenetisch zusammengehöriges umfaßt, weshalb zunächst eine übersichtliche Darstellung dieses Zusammenhanges der einzelnen Gruppen hier eingeschaltet werden soll.

Der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang der Cormophyten³⁾. Der Stamm der Cormophyten umfaßt vier, soweit die rezenten Formen in Betracht gezogen werden, scharf geschiedene und darum schon seit lange erkannte Pflanzengruppen, diese sind:

1. *Bryophyta* (Moose). Deutlicher Generationswechsel, d. h. die Entwicklung der Pflanze weist zwei deutliche, morphologisch verschiedene Abschnitte auf, deren jeder mit der Ausbildung von Fortpflanzungsorganen abschließt. Die geschlechtliche Generation entwickelt männliche und weibliche Fortpflanzungsorgane von bestimmtem Baue, Antheridien und Archegonien. Befruchtung durch bewegliche, im Wasser schwimmende Spermatozoiden. Aus der befruchteten Eizelle geht die ungeschlechtliche Generation hervor, welche bestimmt gestaltete Fortpflanzungsorgane, Sporen, bildet. Die Hauptmasse der vegetativen Organe liefert die geschlechtliche Generation. Ungeschlechtliche Generation nie mit Gliederung in Blatt und Achse, physiologisch unselbständig. Leitbündel fehlend oder von einfachstem Baue.

2. *Pteridophyta* (Leitbündelkryptogamen). Deutlicher Generationswechsel. Geschlechtliche Generation mit Antheridien und Archegonien. Befruchtung durch bewegliche, im Wasser schwimmende Spermatozoiden. Aus der befruchteten Eizelle geht die ungeschlechtliche Generation mit Sporen bildenden Organen (Sporangien) hervor. Die Hauptmasse der vegetativen Organe liefert die in Blatt, Stamm und Wurzel gegliederte ungeschlechtliche Generation. Beide Generationen physiologisch selbständig. Leitbündel in den vegetativen Organen der ungeschlechtlichen Generation stets vorhanden.

²⁾ Über die Frage der Herkunft der Cormophyten vgl. Goebel K., Die einfachste Form der Moose. Flora, 1892, Erg.-Bd.; Organographie, 2. Aufl., 1915. — Hallier H., Beitr. zur Morphol. d. Sporoph. Jahrb. d. Hamb. wissensch. Anst., XIX., 1901. — Davis B. M., The origin of the Archegon. Ann. of Bot., 1903. — Campbell D. H., The struct. and developm. of mosses and ferns. 2. ed., 1905. — Bower F. O., The origin of a Land Flora, 1908. — Schenck H., Üb. d. Phylog. d. Archegon. Botan. Jahrb., XLII., 1908. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II. Bd., 1909. — Meyer A., Die Vorvegetation der Pteridophyten usw. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1910. — Vgl. auch die Zusammenstellung in Schiffner V., Syst.-phylog. Forsch. in d. Hepat. Progr. rei bot., V., S. 505, 1917 und die Literaturzitate auf S. 322.

³⁾ Vgl. die grundlegende Arbeit: Hofmeister W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851, ferner die oben zitierte Literatur.

3. *Gymnospermae* (Nacktsamige Pflanzen). Generationswechsel, jedoch insoferne verdeckt, als die geschlechtliche Generation physiologisch unselbständig ist und morphologisch als ein Teil der ungeschlechtlichen Generation erscheint. Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel. Geschlechtliche Fortpflanzungsorgane auf entsprechend ausgebildeten Blättern, welche an eigenen Sprossen, Blüten, sich finden. Die weiblichen Fortpflanzungsorgane sind nicht von Hüllen ganz umschlossen. Befruchtung in der Regel durch Vermittlung eines Pollenschlauches, den das männliche Fortpflanzungsorgan treibt, selten (bei der ursprünglichsten Form) durch Spermatozoiden. Leitbündel stets vorhanden.

4. *Angiospermae* (Bedecktsamige Pflanzen). Generationswechsel, jedoch die geschlechtliche Generation auf wenige Zellen beschränkt. Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel. Geschlechtliche Fortpflanzungsorgane an eigenen Sprossen, Blüten. Die weiblichen Fortpflanzungsorgane in geschlossenen Fruchtknoten. Befruchtung durch Vermittlung eines Pollenschlauches. Leitbündel stets vorhanden.

Daß diese Gruppen, trotz ihrer wesentlichen Verschiedenheiten, in einem genetischen Zusammenhange stehen, geht daraus hervor, daß in ihren charakteristischen Organen deutliche Homologien nachweisbar sind und daß es möglich ist, für die gewaltigen Umgestaltungen, welche die homologen Teile im Laufe der Entwicklung erfahren haben, eine hinlänglich begründete Erklärung zu finden.

Die Homologien zwischen den Gruppen der Cormophyten. Zur Klarstellung der Homologien zwischen den Gruppen der Cormophyten ist es am zweckmäßigsten, von den morphologischen Verhältnissen der Bryophyten auszugehen und dann diejenigen Organe der übrigen Gruppen vergleichend zu betrachten, welche sich funktionell und morphologisch mit solchen der Bryophyten in Beziehungen bringen lassen. Hierbei kommen in erster Linie vier Organkategorien in Betracht, jene, in deren Ausbildung der Generationswechsel zum Ausdrucke kommt, dann die Geschlechtsorgane, die Anthridien und Archegonien, endlich die sporenerzeugenden Sporangien.

1. Der Generationswechsel. Bei den Bryophyten findet sich ein scharf ausgeprägter antithetischer Generationswechsel. Auf einen Organkomplex, der in biologischer Hinsicht vollständig als selbständiges Individuum erscheint und der mit der Ausbildung von Geschlechtsorganen abschließt, den Gametophyten (Geschlechtsgeneration, proembryonale Generation oder x-Generation), folgt nämlich ein Organkomplex, welcher mit dem Gametophyten in Verbindung bleibt, aus einer befruchteten Eizelle desselben entsteht und den Sporophyten (ungeschlechtliche Generation, embryonale Generation, 2x-Generation) darstellt. Derselbe schließt mit der Ausbildung von ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen, den Sporen, ab; in der Sporen-mutterzelle geht die Reduktionsteilung vor sich. Die beiden Organkomplexe sind nicht nur durch die Verschiedenheit der Fortpflanzungsorgane, welche sie ausbilden, wesentlich verschieden, sondern auch in cytologischer

Hinsicht, da die Kerne der Zellen des Sporophyten doppelt so viele Chromosomen aufweisen, wie jene des Gametophyten. (Vgl. Abb. 179.)

Der Gametophyt der Bryophyten ist stets vielzellig. Er zeigt häufig eine Gliederung in ein primäres, thallusartiges Stadium, das Protonema (Vorkeim, Abb. 180, Fig. 1 *pr*), und die mehr oder minder beblätterte erscheinende Moospflanze. Der Aufbau derselben geht auf Teilungen von Scheitelzellen zurück, welche in bestimmten Richtungen Tochterzellen (Segmente) abgeben. Die Moosblätter gehen aus den peripheren Teilen dieser Segmente hervor. Die Funktionen der Wurzeln höherer Pflanzen besorgen entweder Teile des Protonemas oder Rhizoiden, welche an den verschiedensten Stellen des Gametophyten auftreten können. Bei vielen Laubmoosen und bei den meisten Lebermoosen tritt schon bei der Keimung der Spore, aus welcher der Gametophyt hervorgeht, regelmäßig ein primäres Rhizoid auf (Abb. 180, Fig. 3 *rh*). In den meisten Fällen tritt der Gametophyt in bezug auf die

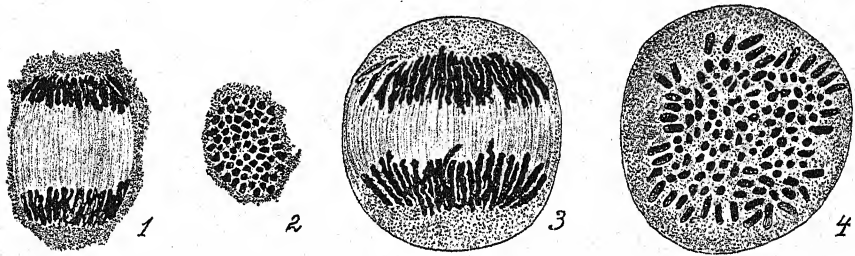
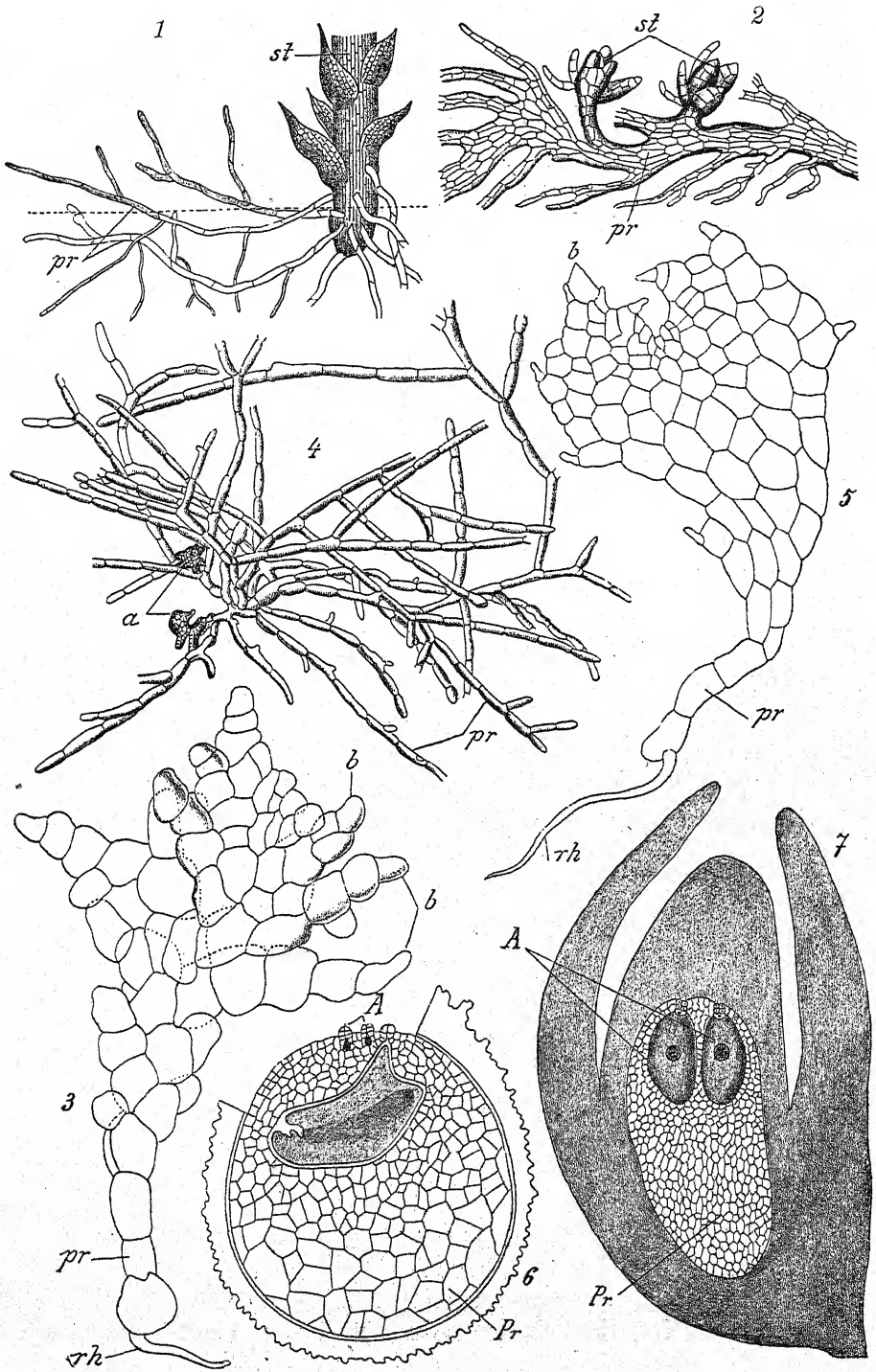


Abb. 179. In Teilung (Diaster-Stadium) begriffene Kerne aus dem Gametophyten und aus dem Sporophyten eines Farnes (*Dryopteris*). — Fig. 1 u. 2. Kern aus einer Prothalliumzelle; Fig. 1 Seitenansicht, Fig. 2 Polaransicht, die 64 Chromosomen zeigend. — Fig. 3 u. 4. Kern aus einer Embryozelle; Fig. 3 Seitenansicht, Fig. 4 Polaransicht, die 128 Chromosomen zeigend. — Nach Yamanouchi.

Mächtigkeit der Entwicklung gegenüber dem Sporophyten auffallend hervor, so daß letzterer zumeist in physiologischer und morphologischer Hinsicht geradezu nur den Eindruck eines Anhangsgebildes hervorruft.

Abb. 180. (Zu S. 263.) Vergleichende Darstellung der Gametophyten von Bryophyten (Fig. 1 bis 3), Pteridophyten (Fig. 4—6) und Gymnospermen (Fig. 7). — Fig. 1. Protonema (*pr*) und basaler Teil des Stämmchens (*st*) von *Funaria hygrometrica* (Laubmoos). — Fig. 2. Protonema (*pr*) und Stämmchenanlagen (*st*) von *Andreaea petrophila* (Laubmoos). — Fig. 3. Junges Pflänzchen von *Chomocarpus quadratus* (Lebermoos) mit reduziertem Protonema (*pr*) und Blattanlagen (*b*). — Fig. 4. Gametophyt von *Trichomanes rigidum* (Farn) mit fadenförmigem Teil (*pr*) und Archegoniumträgern (*a*). — Fig. 5. Junges Prothallium von *Dryopteris Filix mas* (Farn) mit fadenförmigem Anfangsstadium (*pr*) und reduzierten Blättern (*b*). — Fig. 6. Längsschnitt durch eine keimende Makrospore von *Selaginella selaginoides* (Selaginellaceae). *Pr* Prothallium, *A* Archegonien. — Fig. 7. Längsschnitt durch die Samenanlage einer Gymnosperme (*Picea*). *Pr* Primäres Endosperm, Homologon des Prothalliums, *A* Archegonien. — Fig. 1 nach Warming, 2 nach Berggren, 3 nach E. Lampa, 4 nach Goebel, 5 nach Jakowatz, 6 nach Bruchmann, 7 nach Strasburger.



Bei den Pteridophyten ist der Generationswechsel gleichfalls scharf ausgeprägt und im allgemeinen mit dem der Bryophyten vollständig vergleichbar. Der Gametophyt tritt jedoch in bezug auf die Mächtigkeit gegenüber dem Sporophyten auffallend zurück. Er ist stets vielzellig; sein Aufbau geht wenigstens in den Anfangsstadien auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück; bei der Keimung der Sporen wird sofort ein primäres Rhizoid gebildet (Abb. 180, Fig. 5 *rh*). Der Gametophyt der Pteridophyten ist niemals deutlich beblättert und besitzt, als Prothallium, mannigfaltige Gestalt. Er ist bei einzelnen Formen (manche *Hymenophyllaceae*, Abb. 180, Fig. 4) bis auf die Träger der Archegonien und Antheridien fadenförmig, bei zahlreichen Formen ist er flächenförmig ausgebreitet, bei den Ophioglossaceen und Lycopodiaceen ist er knollenförmig und endlich bei heterosporen Formen (z. B. *Selaginellaceae*, Abb. 180, Fig. 6) rückgebildet und als kleiner, die Spore nicht verlassender Gewebekörper erscheinend.

Trotz dieses wesentlich verschiedenen Aussehens ist der Gametophyt, das Prothallium, der Pteridophyten dem Gametophyten der Bryophyten vollkommen homolog. Für diese Homologie spricht die Gleichheit des Aufbaues, wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien (Segmentierung einer Scheitelzelle, vgl. Abb. 7), die regelmäßige Ausbildung eines primären Rhizoids bei der Keimung, die Möglichkeit des Nachweises reduzierter Bildungen an den Prothallien der Pteridophyten, welche den Blättern der Bryophyten entsprechen (Abb. 7; Abb. 180, Fig. 5 *b*, im Vergleich mit Fig. 3 *b*) und endlich das Vorkommen intermediärer Formen. So finden sich bei den Laubmoosen zumeist fadenförmige Vorkeime, welche von den beblätterten Stämmchen scharf abgegrenzt sind (Abb. 180, Fig. 1, *pr* und *st*), bei einzelnen Formen jedoch (*Georgia*, *Sphagnum*) wird das Protonema flächenförmig, bei anderen schwindet die scharfe Grenze zwischen Protonema und Stämmchen (*Andreaea*, Abb. 180, Fig. 2). Bei den Lebermoosen wird diese schwache Abgrenzung typisch, das beblätterte Stämmchen nähert sich oft vollständig thallösen Formen und dann schwindet das Protonema nahezu ganz (Abb. 180, Fig. 3 *pr*). Bei den Farnen zeigen die flächenförmigen Prothallien vieler Formen große Ähnlichkeit mit dem ganzen Gametophyten der Lebermoose (vgl. Abb. 180, Fig. 3 und 5); einzelne Typen zeigen sogar durch Gliederung des Prothalliums in einen fadenförmigen Teil und kleine Archegonien- und Antheridienträger (Abb. 180, Fig. 4) Ähnlichkeiten mit einfachen Laubmoosformen (*Buxbaumia*), während andere (*Marattiaceae*) den Übergang von den flächenförmigen Prothallien der meisten Farne zu den knollenförmigen der *Ophioglossaceae* und *Lycopodiaceae* vermitteln. In cytologischer Hinsicht verhält sich der Gametophyt zum Sporophyten genau so, wie bei den Bryophyten (Abb. 179).

Bei den entwicklungsgeschichtlich höchststehenden Pteridophyten (heterospore Formen) sind die Gametophyten außerordentlich reduziert; sie bleiben vielfach ganz oder wenigstens zum Teile in der Spore, aus der sie hervorgegangen sind, eingeschlossen (Abb. 180, Fig. 6). Zu gleicher Zeit tritt bei ihnen eine schon an der Spore bemerkbare geschlechtliche Differenzierung

ein; aus den sogenannten Makrosporen gehen reduzierte Prothallien mit Archegonien, aus den Mikrosporen solche mit Antheridien hervor.

Der Generationswechsel der Gymnospermen erscheint im ersten Momente insoferne weniger klar, als jene Entwicklungsstadien, welche sich entwicklungsgeschichtlich von den Gametophyten der Pteridophyten ableiten lassen, ihre physiologische Selbständigkeit verloren haben. Doch bereitet die Homologisierung dieser Stadien mit solchen der Pteridophyten gar keine Schwierigkeit. Die bei den heterosporen Pteridophyten schon ausgebildete geschlechtliche Differenzierung (Makrosporangien mit Makrosporen, Mikrosporangien mit Mikrosporen) tritt verstärkt hervor. Den die Makrosporangien tragenden Blättern der Pteridophyten entsprechen die Fruchtblätter der Gymnospermen, den die Mikrosporangien tragenden Blättern die Staubblätter; dem Makrosporangium ist der Nucellus der Samenanlage, dem Mikrosporangium der Pollensack homolog. In der Entwicklung der Samenanlagen lassen sich ebenso wie bei jener der Pollenkörner Homologien mit den Prothallien der Pteridophyten nachweisen. So bildet sich in der Samenanlage (vgl. Abb. 180, Fig. 7) der Gymnospermen ein dem Prothallium vollkommen homologes vegetatives Gewebe, das „primäre Endosperm“, welches typische Archegonien trägt und sogar in einzelnen Fällen (*Cycas*, *Ginkgo*) durch Chlorophyllbildung zu einer gewissen physiologischen Selbständigkeit gelangt. Über die Prothalliumrudimente in den Pollenkörnern vgl. das S. 266 bis 268 Gesagte. Auch in zytologischer Hinsicht treten die Unterschiede zwischen den dem Gametophyten und den dem Sporophyten entsprechenden Teilen klar hervor.

In den Samenanlagen der Angiospermen ist die Rückbildung der Prothallien so weit gediehen, daß sich deutliche Homologien in dieser Hinsicht nicht ohneweiters erweisen lassen; hier ist der Generationswechsel stark verdeckt. Trotzdem gelingt es, die Homologie zwischen Embryosack einerseits und dem archegonientragenden Endosperm der Gymnospermen anderseits zu erweisen (Gleichheit der Entstehung). Auch im Pollenkorne tritt die Homologie hervor (vgl. S. 268). Von besonderer Wichtigkeit ist hier das zytologische Verhalten. Die Kerne der Zellen, welche die dem Sporophyten homologen Teile der Pflanze bilden, haben doppelt so viele Chromosomen, wie jene der aus sonstigen Gründen dem Gametophyten homologen Organe. Bei Anlage derselben tritt stets Reduktionsteilung ein⁴⁾.

Eine vergleichende Betrachtung der Organe, in deren Ausbildung der Generationswechsel der Cormophyten sich ausdrückt, ergibt mithin, daß Homologien mit jenem Organkomplex, welcher beiden einfachsten Cormophyten, den Bryophyten, mit der sexuellen Fortpflanzung abschließt, welcher also den Gametophyten darstellt, sich bei

⁴⁾ Vgl. Strasburger E., Üb. Reduktionsteilg., Spindelbildung etc., 1900; Üb. Reduktionsteilg. Sitzber. Berlin. Akad., 1904; Zeitp. d. Best. d. Geschl., Apog., Parthenog. u. Reduktionsteilg., 1909. — Ausführliche Literaturnachweise z. B. in Gates R. R., A stud. of reduct. in *Oenothera*. Bot. Gaz., XLVI, 1908; Overton J., On the organiz. of the nuclei etc. Ann. of Bot., LXXXIX., 1909.

den Pteridophyten und Gymnospermen unzweifelhaft feststellen, bei den Angiospermen mit großer Sicherheit erschließen lassen. Diese Betrachtung führt zu der Vorstellung, daß die Fortentwicklung des Typus der Bryophyten zu dem der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen mit einer fortschreitenden Reduktion der Geschlechtsgeneration und einer fortschreitenden Ausgestaltung der ungeschlechtlichen Generation verbunden war, bis schließlich sexuelle Charaktere bei Letzterer auftraten und zu gleicher Zeit die Geschlechtsgeneration nur mehr auf wenige Zellen beschränkt war.

2. Die Antheridien. Von besonderer Deutlichkeit sind die Homologien, welche eine vergleichende Betrachtung der Befruchtungsorgane der großen Gruppen der Cormophyten ergibt.

Die auf dem Gametophyten der Bryophyten auftretenden männlichen Organe werden als Antheridien bezeichnet. Dieselben sind scharf abgegrenzte Teile desselben; ihr Aufbau geht auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück, deren Segmente nach außen Wandzellen, nach innen die Mutterzellen der Spermatozoiden bilden.

Bei den Pteridophyten erscheinen die Antheridien im Vergleiche mit jenen der Bryophyten durchaus vereinfacht, was unschwer in Einklang zu bringen ist mit der fortschreitenden Rückbildung des Gametophyten überhaupt. Die Zelle, von welcher die Antheridienbildung ausgeht, ist vergleichbar dem einzelnen Segmente der Antheridien-Anlage der Bryophyten; sie gibt nach außen Wandzellen ab, während der innere Teil die Spermatozoidenmutterzellen liefert. Zur Klarstellung der Homologien ist es wichtig, hierbei zwischen den isosporen und den heterosporen Pteridophyten zu unterscheiden. Bei ersteren entstehen zunächst zahlreiche vegetative Prothalliumzellen, die den vegetativen Gametophytenzellen der Moose entsprechen (Abb. 181, Fig. 1 *p*), bis dann in einzelnen Zellen in der angegebenen Art durch Ausbildung von Wandzellen (*w*) und Spermatozoidenmutterzellen (*M*) die Antheridienbildung erfolgt. Bei den heterosporen Formen der Pteridophyten erscheint die Antheridienbildung bei flüchtiger Betrachtung anders, die schematische Darstellung der wichtigsten Typen in Abb. 181, Fig. 2 bis 6, zeigt jedoch auf das klarste die vollständigen Homologien:

Die fortschreitende Reduktion in der Ausbildung des Gametophyten führt zunächst zur Ausbildung ganzer Prothallien innerhalb der Sporen. Die Keimung derselben beginnt mit der Bildung von Prothalliumzellen, von denen die erste (Abb. 181, Fig. 3—6, *p*₁) stets, manchmal auch noch eine zweite (Fig. 2 *p*₂), steril bleibt und den sterilen Prothalliumzellen der isosporen Formen (*p* in Fig. 1) homolog ist. Die weiteren Prothalliumzellen bilden Antheridien aus oder es bleiben von ihnen die jüngsten, obersten auch steril (*P*). In der ersten sterilen Prothalliumzelle (*p*₁) wird fast stets ein reduziertes Rhizoid (*rh*) ausgebildet, abermals eine bemerkenswerte Homologie mit den ersten Gametophytenzellen der Moose und der isosporen Pteridophyten (vgl. Abb. 180, Fig. 3 und 5). Die Antheridien liefernden Prothallium-

zellen zeigen wieder Ausbildung von Wandzellen (w) und Spermatozoidenmutterzellen (M); manchmal bleiben überdies sterile Teile dieser Prothalliumzellen zurück (Fig. 2 und 4, p). Die Figuren 2—6 zeigen die fortschreitende Vereinfachung dieser Bildungen, den einfachsten Typus stellt Fig. 6 dar. Hier findet sich eine basale vegetative Prothalliumzelle (p_1) mit reduziertem Rhizoid (rh), eine apikale vegetative Prothalliumzelle (P) und ein Antheridium mit zwei Wandzellen (w) und einem Spermatozoidenmutterzellen-Komplex (M), der vier Spermatozoiden liefert.

Mit Rücksicht auf die der Befruchtung vorangehenden Teilungen im Pollenkorn lassen sich diesen heterosporen Pteridophyten zwanglos die

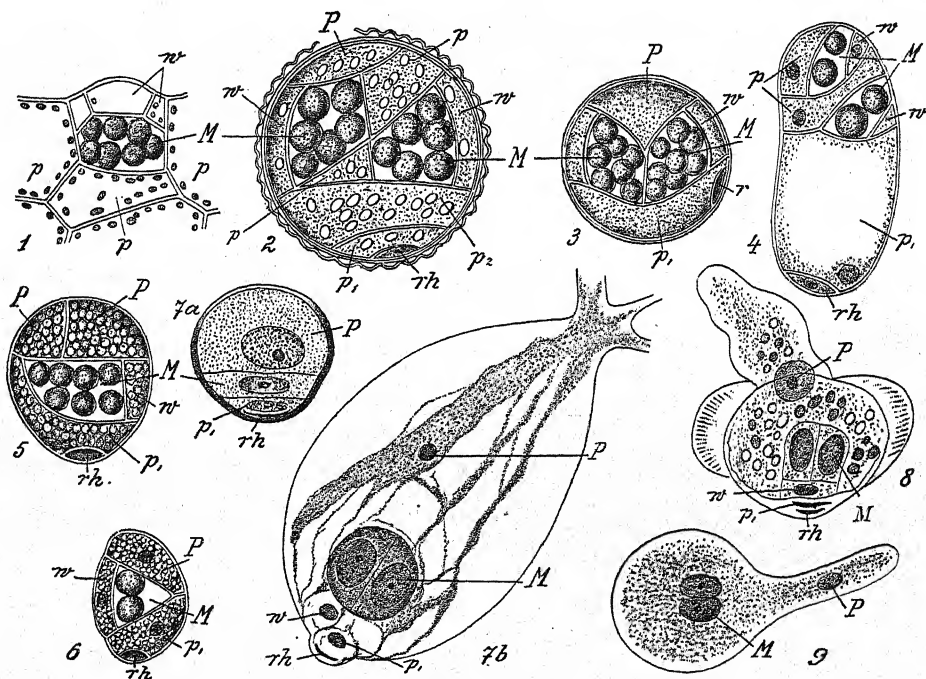


Abb. 181. Vergleichende Darstellung der Entwicklung der Antheridien und der ihnen homologen Organe bei Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen; etwas schematisiert. — Fig. 1. Antheridium von *Ceratopteris thalictroides*. — Fig. 2. Keimende Mikrospore von *Marsilea elata* mit reduziertem Prothallium und Antheridien. — Fig. 3. Dasselbe von *Selaginella Kraussiana*, Fig. 4 von *Salvinia natans*, Fig. 5 von *Selaginella stolonifera*, Fig. 6 von *Isoetes setaceum*. — Fig. 7 a. Keimendes Pollenkorn von *Ginkgo biloba*; Fig. 7 b dasselbe unmittelbar vor der Befruchtung. — Fig. 8. Austrübendes Pollenkorn von *Picea excelsa*; Fig. 9 dasselbe von einer Angiosperme. — In allen Figuren bedeutet: rh rudimentäres Rhizoid, p , p_1 , p_2 vegetative Prothalliumzellen, P jüngste vegetative Prothalliumzelle, w Wandzellen, M Spermatozoidenmutterzellen des Antheridiums, respektive deren Homologa⁵⁾. — Fig. 1 nach Kny, 2—6 nach Belajeff, 7 nach Hirasé, 8 nach Strasburger.

⁵⁾ In mehreren Fällen, so in Fig. 1—4, 7 b—9, führt die erläuternde Linie zu den Spermatozoiden, respektive generativen Kernen selbst, worauf zur Vermeidung von Mißverständnissen hingewiesen sei.

Gymnospermen anschließen (Abb. 181, Fig. 7a, 7b und 8). Das Pollenkorn von *Ginkgo* (7a) liefert zunächst vier Zellen, welche sich mit den vier ersten Zellen der keimenden Mikrospore von *Isoëtes* (Fig. 6) vergleichen lassen. Die beiden untersten Zellen (*rh* und *p*₁ in Fig. 7a und 7b) bleiben rudimentär, die jüngste Zelle (*P*) zeigt vegetative Tätigkeit durch Austreiben schlauchartiger Verlängerungen (*P* in Fig. 7b), die unter ihr liegende Zelle (*M* in 7a) liefert nach Abstoßung einer Zelle (*w* in 7b, gewöhnlich „Stielzelle“ genannt) zwei Spermatozoiden (*M* in 7b). Bei den höher entwickelten Gymnospermen (vgl. Fig. 8) sehen wir wieder dieselben homologen Teilungen. Es vollzieht sich hier die noch später zu besprechende wichtige Umbildung der Zelle *P* in den Pollenschlauch, die weitergehende Reduktion der Zellen *rh*, *p*₁ und *w* und die frühzeitige Aufhebung einer membranösen Abtrennung dieser Zellen. Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß einzelne

Gymnospermen viel weitergehende Annäherungen an die Pteridophyten aufweisen, so entwickeln sich im Pollenkorn von *Microcycas* mehrere Spermatozoiden⁶⁾, bei einer Reihe von Gattungen wird eine größere Zahl von Prothalliumzellen gebildet.

Selbst der Bau des sich weiterentwickelnden Pollenkornes der Angiospermen (Fig. 9) zeigt in der Ausbildung zweier generativer Zellen, respektive Kerne (*M*) und einer vegetativen Zelle (*P*) Verhältnisse, welche eine Homologisierung mit jenen der Gymnospermen zulassen. Die schon bei den Gymnospermen reduzierten Zellen *rh*, *p* und *w* sind hier geschwunden. *Ephedra* stellt u. a. ein sehr beachtenswertes Bindeglied zwischen den Gymnospermen und Angiospermen dar (vgl. Abb. 182), da hier die Zellen *rh* und *p* zur Zeit der Befruchtung fehlen, dagegen noch die Wandzelle durch den Kern *w* repräsentiert ist.

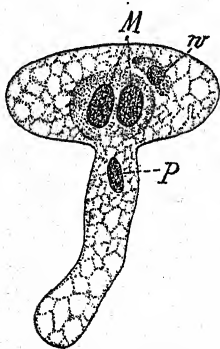


Abb. 182. Pollenschlauch treibendes Pollenkorn von *Ephedra trifurca*. *M* die beiden generativen Kerne, *P* vegetativer Kern, *w* Wandkern. — Nach Land.

Homologien mit den Antheridien der Bryophyten und isosporen Pteridophyten lassen sich mithin in den Antheridien der heterosporen Pteridophyten, in den entsprechenden Organen der Gymnospermen und Angiospermen sicher nachweisen. Parallel mit der fortschreitenden Reduktion des ganzen Gametophyten geht schrittweise die Vereinfachung der Antheridien, respektive der ihnen entsprechenden Organe.

3. Die Archegonien. Die auf dem Gametophyten der Bryophyten auftretenden weiblichen Geschlechtsorgane, die Archegonien, sind von übereinstimmendem Baue. Sie sind flaschenförmig (Abb. 183, Fig. 1), bestehen aus einem „Hals-“ und einem „Bauchteile“, von denen der erstere

⁶⁾ Caldwell O. W., *Microcycas calocoma*. Bot. Gaz., XLIV., 1907, und Porsch O., Über einige neue phylog. bem. Ergeb. d. Gametophytenerforschung. Festschr. d. naturw. Ver. a. d. Univ. Wien, 1907.

anfänglich eine Schichte von Halswandzellen (*hw*) und eine Reihe von Halskanalzellen (*hc*) zeigt, welche letztere später den als Leitungsweg für die Spermatozoiden fungierenden Halskanal liefern. Der Bauchteil besteht aus der Wand und zwei zentralen Zellen, der Eizelle (*o*) und der darüberliegenden

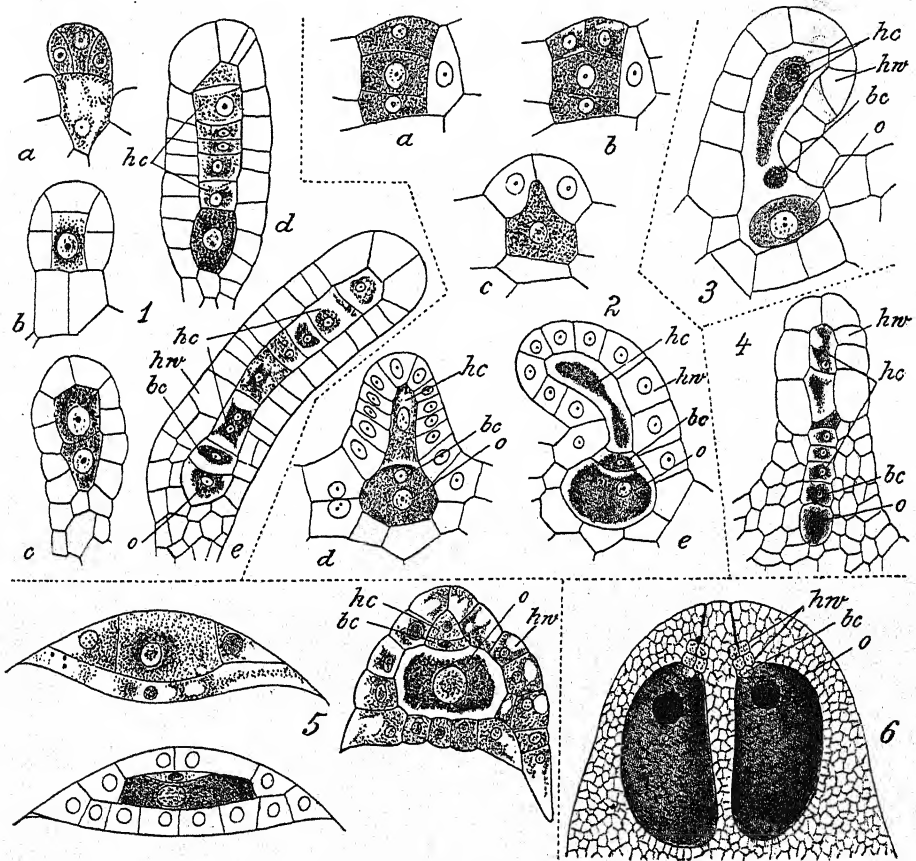


Abb. 183. Vergleich der Archegonien der Bryophyten, Pteridophyten und Gymnospermen. — Fig. 1. Entwicklung des Archegoniums von *Madotheca Bolanderi* (Lebermoos). — Fig. 2. Entwicklung des Archegoniums eines isosporen Farne (*a–d Osmunda*, *e Pteridium*). — Fig. 3. Unreifes Archegonium von *Struthiopteris germanica*; Fig. 4 dasselbe von *Lycopodium clavatum*. — Fig. 5. Entwicklung des Archegoniums von *Pilularia globulifera*. — Fig. 6. Oberer Teil des primären Endosperms von *Picea* mit 2 Archegonien. — In allen Figuren bedeutet: *o* Eizelle, *bc* Bauchkanalzelle, *hw* Halswand, *hc* Halskanal. — Fig. 1, 3, 5 nach Campbell, 2 nach Sadebeck, 4 nach Bruchmann, 6 nach Strasburger.

Bauchkanalzelle (*bc*). Die Archegonien der Bryophyten stellen wie die Anthridien freie Abschnitte des Gametophyten dar, nur in wenigen Fällen sind sie dem Gewebe desselben mehr oder minder eingesenkt.

Die weiblichen Geschlechtsorgane der Pteridophyten sind jenen der Bryophyten vollkommen homolog (Abb. 183, Fig. 2 bis 5). Sie lassen gleich-

falls Bauch- und Halsteil unterscheiden. Die schwache Ausbildung der Bauchwand steht mit der fortschreitenden Einsenkung des Archegoniumbauches in das Gewebe des Gametophyten in Zusammenhang. Der Bauchteil enthält wie bei den Bryophyten Eizelle (*o*) und Bauchkanalzelle (*bc*). Der Halsteil weist Halswand (*hw*) und Halskanal (*hc*) auf, der letztere entsteht entweder (*Lycopodium*-Arten, Fig. 4) analog wie bei den Bryophyten aus mehreren Halskanalzellen oder nur aus einer solchen, in der oft durch eine Kernteilung noch die Mehrzelligkeit angedeutet wird (Fig. 3). Bei heterosporen Pteridophyten (*Marsilia*, *Selaginella*) unterbleibt auch diese Teilung und es ist überhaupt nur eine Halskanalzelle vorhanden (Fig. 5).

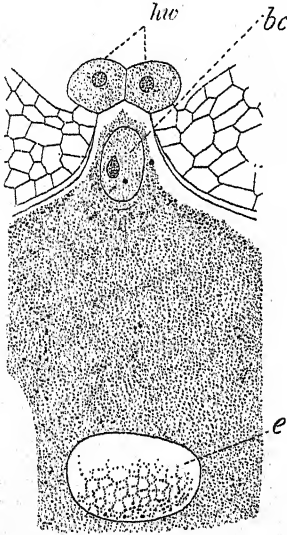


Abb. 184. Oberer Teil des Archegoniums von *Dioon* (*Cycadinae*). *e* Eizelle, *bc* Bauchkanalzelle, *hw* Halswandzellen.

— Nach Chamberlain.

Auch bei den Gymnospermen (Coniferen, Cycadeen) finden sich Archegonien, welche in dem dem Gametophyten der Pteridophyten homologen Gewebe, dem primären Endosperm, auftreten und diesem eingesenkt sind. Im Bauchteile findet sich neben der Eizelle (Fig. 6 *o*) wieder die Bauchkanalzelle (*bc*), letztere allerdings gewöhnlich nur durch den Bauchkanalkern vertreten; die Halswand besteht aus einer wechselnden Zahl von Zellen (*hw*), sie geht bis auf die Zahl 2 herab (vgl. z. B. *Dioon*, Abb. 184), während die Reduktion der Halskanalzellen, die sich schon bei den Pteridophyten beobachten ließ, hier zu einem vollständigen Schwinden derselben führt. Sehr bemerkenswert ist, daß in einzelnen Fällen noch eine Halskanalzelle vorkommt (*Microcycas*, *Cephalotaxus*).

Die Homologien zwischen den Archegonien der Bryophyten, der Pteridophyten und eines Teiles der Gymnospermen sind daher vollständig zweifellos. Erst bei einigen Gruppen der letzteren (*Gnetinae* zum Teil) und bei den Angio-

spermen treten so wesentliche Modifikationen im Baue des weiblichen Organes auf, daß eine Homologisierung Schwierigkeiten bereitet; hier können wir ohne wesentliche Veränderung des Begriffes „Archegonium“ diese Bezeichnung nicht mehr gebrauchen. Doch kann die Schwierigkeit einer Homologisierung die Bedeutung des bisher durchgeführten Vergleiches nicht abschwächen, da der genetische Zusammenhang zwischen Gymnospermen und Angiospermen aus anderen noch zu erörternden Gründen ganz zweifellos ist, da zudem auch eine Auffassung der Teile des weiblichen Organes möglich ist, welche mit ihrer Zurückführung auf Archegonien vollständig im Einklange steht⁷⁾.

Eine vergleichende Betrachtung der Archegonien ergibt mithin dasselbe Resultat, wie ein Vergleich der Antheridien. Bei den Bryophyten,

⁷⁾ Porsch O., Vers. einer phylog. Erkl. d. Embryos. u. d. dopp. Befr. d. Angiosp., 1907.

Pteridophyten und einem Teile der Gymnospermen erscheinen die Archegonien nicht nur als vollkommen homologe, sondern als wesentlich gleich gebaute Organe; es läßt sich eine schrittweise Vereinfachung im Baue der Archegonien, welche mit der fortschreitenden Reduktion des Gametophyten überhaupt Hand in Hand geht, nachweisen, bis schließlich bei einem Teile der Gymnospermen und den Angiospermen mit dem starken Zurücktreten des Generationswechsels eine wesentlichere Umgestaltung der weiblichen Organe platzgreift, die aber noch immer eine Homologisierung derselben mit den Archegonien zuläßt.

4. Die Sporangien. Die vorstehenden Erörterungen über die Möglichkeit der Aufdeckung von Homologien beziehen sich auf den der geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Organkomplex, den Gametophyten. Auch der Sporophyt, welcher die ungeschlechtliche Fortpflanzung übernimmt, zeigt deutliche Homologien; von diesen seien hier nur jene ausführlicher behandelt, welche die Organe, in welchen die Sporen entstehen, die Sporangien betreffen. Allen Sporangien und ihnen gleichwertigen Organen ist gemeinsam, daß die Sporen und deren Homologa zu vieren in einer Mutterzelle entstehen (Tetraden) und daß diese zweimalige Zweiteilung die Reduktionsteilung ist. Die folgende Darlegung soll sich auf die Sporangien der Pteridophyten und auf die ihnen homologen Organe der Gymnospermen und Angiospermen beziehen; zwischen den die Sporen hervorbringenden Organen der Bryophyten und den Sporophyten der Pteridophyten existieren auch unzweifelhafte Beziehungen, deren Darstellung aber eine ausführliche Behandlung erfordern und hier die Klarheit der Übersicht beeinträchtigen würde, weshalb sie später erfolgen soll. Daß die Homologisierung der vegetativen Teile des Sporophyten von den Pteridophyten aufwärts keine Schwierigkeiten bereitet, möge hier nur erwähnt werden.

Die Sporangien der isosporen Pteridophyten bestehen der Anlage nach aus einer sterilen Wand (Abb. 185, Fig. 1 und 2*w*), welche je nach dem Maße, in welchem die Substanz des Sporangien tragenden Blattes zur Bildung jener herangezogen wird, von verschiedenem Bau ist, ferner aus einem zentralen Gewebe, welches aus den Sporenmutterzellen (*M*) und dem peripheren „Tapetum“ (*t*) besteht. Letzterem kommen verschiedene physiologische Funktionen zu. Die Sporen entstehen zu vieren in einer Mutterzelle.

Bei den heterosporen Pteridophyten tritt eine Differenzierung in der Ausbildung der Sporangien ein, welche mit der Reduktion des Gametophyten und der Übertragung des sexuellen Dimorphismus des Gametophyten auf den Sporophyten in Zusammenhang steht. Es entwickeln sich Makrosporangien mit wenigen Makrosporen, welche nur weibliche Prothallien liefern, und Mikrosporangien mit zahlreichen Mikrosporen, die männliche Prothallien ausbilden. Der Bau dieser dimorphen Sporangien stimmt nun mit dem Bau der Sporangien der isosporen Pteridophyten vollständig überein: auch hier findet sich Teilung in Wand, Tapetum und sporenbildenden Zellkomplex (Abb. 185, Fig. 3) und in den Mutterzellen entstehen die Sporen zu vieren.

Bei den Gymnospermen drückt sich der sexuelle Dimorphismus, welcher bei den heterosporen Pteridophyten sich in der Ausbildung von zwei Kategorien von Sporangien äußerte, auch im Baue der Blätter aus, welche die den Sporangien homologen Teile tragen. Den die Mikrosporangien tragenden Blättern sind die Staubblätter, den die Makrosporangien

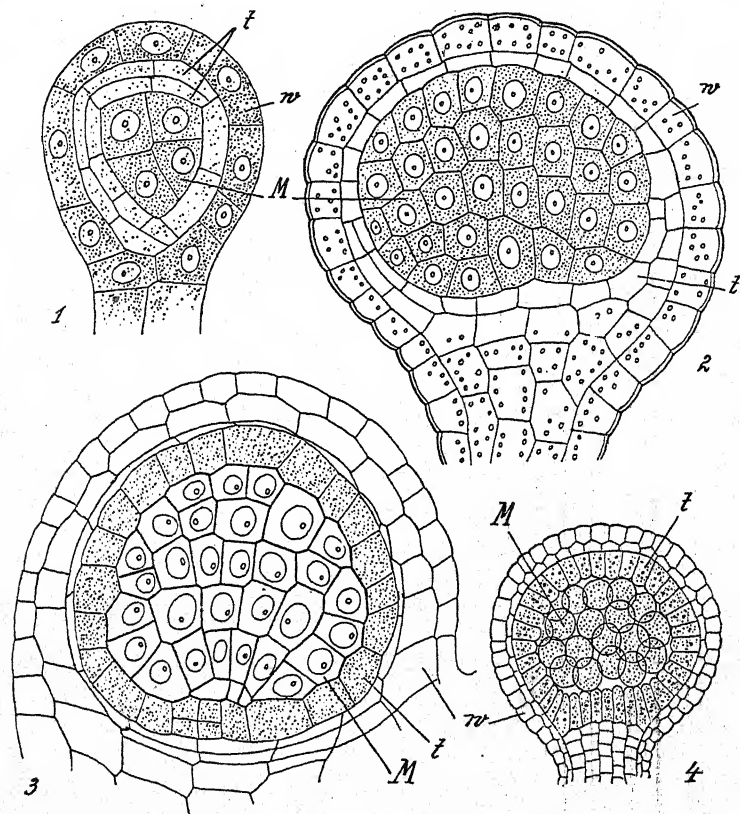


Abb. 185. Vergleichende Darstellung des Baues der Sporangien und der ihnen homologen Organe. — Fig. 1. Junges Sporangium von *Asplenium Adiantum-nigrum* im Längsschnitte. — Fig. 2. Dasselbe von *Lycopodium clavatum*. — Fig. 3. Junges Mikrosporangium von *Selaginella inaequalifolia* im Längsschnitte. — Fig. 4. Querschnitt durch einen jungen Pollensack von *Symphytum officinale*. — Alle Figuren vergrößert; in allen Figuren bedeutet: *w* Wand, *t* Tapetum, *M* Gewebe, in dem die Sporen, respektive Pollenkörner gebildet werden. — Fig. 1 und 2 nach Sadebeck, 3 nach Sachs, 4 nach Goebel.

tragenden die Fruchtblätter homolog. Besonders deutlich treten diese Homologien bei den Staubblättern hervor. Sie entwickeln die Pollenkörner, die den Sporen der Pteridophyten vergleichbar sind, in Pollensäcken, welche einen Bau besitzen, dessen Übereinstimmung mit dem Baue der Mikrosporangien eine vollständige ist. Selbst in den viel komplizierter gebauten, aus den Fruchtblättern hervorgehenden und den Makrosporangien entsprechenden

Samenanlagen sind Homologien mit diesen nachweisbar. So geht bei den Gymnospermen der Bildung jener Zelle, welche zum archegonientragenden Endosperm, also zum Homologen der Makrospore wird, eine Vierteilung der Mutterzelle voraus (Abb. 186, Fig. 2).

Auch bei den Angiospermen ist der Bau der Pollensäcke ohne- weiters vergleichbar dem der Mikrosporangien (vgl. Fig. 3 u. 4 in Abb. 185); der Embryosack, das Homologen der Makrospore ist auch hier das Produkt einer Tetradenbildung (Abb. 186, Fig. 3).

Die vorstehenden Ausführungen ergeben, daß es zahlreiche bedeutungs- volle Homologien zwischen den großen Gruppen der Cormophyten gibt, so daß der Gedanke an einen phylogenetischen Zusammenhang derselben heute

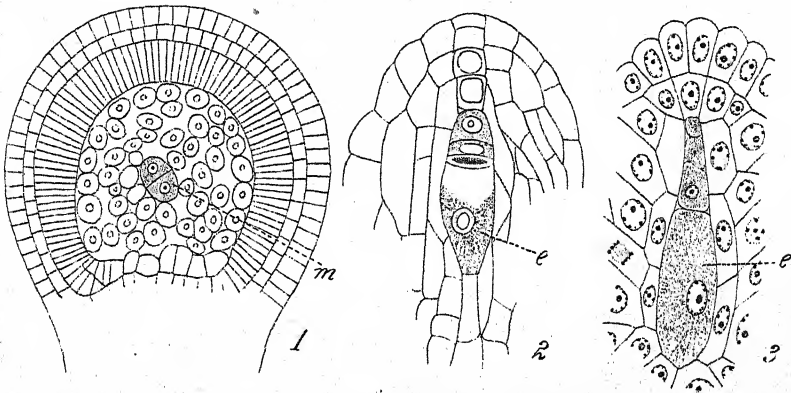


Abb. 186. Vergleichende Darstellung der Entwicklung der Makrospore der heterosperen Pteridophyten und der ihr homologen Organe der Gymnospermen und Angiospermen. — Fig. 1. Junges Makrosporangium von *Selaginella erythropus*, in der Mitte die Makrosporen- mutterzelle *m* mit beginnender Vierteilung. — Fig. 2. Stück des Nucellus von *Larix decidua*; eine der vier schattierten Zellen, welche durch Teilung einer Mutterzelle entstanden sind, wird zum primären Endosperm (*e*). — Fig. 3. Stück des Nucellus von *Canna indica*; eine der vier Zellen, welche durch Teilung einer Mutterzelle entstanden sind, wird zum Embryo- sack (*e*). — Stark vergr. — Fig. 1 schematisiert nach Goebel, Fig. 2 nach Strasburger, Fig. 3 nach Smith.

nicht mehr abzuweisen ist. Allerdings darf dieser Zusammenhang — das kann nicht oft genug betont werden — nicht so aufgefaßt werden, daß die heutigen Pteridophyten von den heutigen Bryophyten, die heutigen Angio- spermen von den heutigen Gymnospermen etc. abzuleiten sind; alle diese Gruppen stellen die letzten Verästelungen des Stammbaumes dar, auf dessen Existenz die Homologien hinweisen.

Die aufgedeckten Homologien gewinnen dadurch an Wert, daß eine Er- klärung für die allmähliche Umbildung der als homolog erkannten Organe gefunden werden kann. Zunächst dürfte es zweckmäßig sein, die festgestellten Homologien übersichtlich darzustellen⁸⁾: Siehe die Tabelle auf Seite 274.

⁸⁾ Die in der folgenden Tabelle in derselben Horizontalreihe stehenden Organe sind homolog.

Übersicht der homologen Organe der Cormophyten.

<i>Bryophyta</i>	<i>Isospor</i> <i>Pteridophyta</i>	<i>Heterospor</i> <i>Pteridophyta</i>	<i>Gymnospermæ</i>	<i>Angiospermæ</i>
<p>Spore</p> <p>Protonema und beblätterte Pflanze</p> <p>Arche- Anthei- gonium dum</p> <p>Eizelle Spermatozoid</p> <p>Embryo</p> <p>Sporogonium sporenbildender Teil des Sporogoniums</p> <p>Spore</p>	<p>Spore</p> <p>Prothallium</p> <p>Arche- Anthei- gonium dum</p> <p>Eizelle Spermatozoid</p> <p>Embryo</p> <p>beblätterte Pflanze</p> <p>Sporangium</p> <p>Spore</p>	<p>Makrospore Mikrospore</p> <p>♀ Prothallium ♂ Prothallium</p> <p>Arche- Anthei- gonium dum</p> <p>Eizelle Spermatozoid</p> <p>Embryo</p> <p>beblätterte Pflanze</p> <p>Makrosporangium Mikrosporangium</p> <p>Makrospore Mikrospore</p>	<p>Mutterzelle d. prim. Endosperms</p> <p>Junges Pollenkorn</p> <p>vegetative Zellen im reifen Pollenkorn</p> <p>Archeogonium</p> <p>generative Zelle im Pollenkorn</p> <p>Eizelle Spermatozoid oder Spermakern</p> <p>Embryo</p> <p>beblätterte Pflanze</p> <p>Nucellus Pollensack</p> <p>Mutterzelle d. prim. Endosperms</p> <p>Pollenkorn</p>	<p>Junger, noch einkerniger Embryosack</p> <p>Pollenkorn</p> <p>vegetative Zelle (resp. Kern) im Pollenkorn</p> <p>reifer Embryosack</p> <p>Embryosack</p> <p>Eiapparat (resp. Kern) und Antipoden</p> <p>Mutterzelle (resp. Kern) der Spermakern</p> <p>Eizelle Spermakern</p> <p>Embryo</p> <p>beblätterte Pflanze</p> <p>Nucellus Pollensack</p> <p>Embryosack</p> <p>Pollenkorn</p>
Sporophyt		Gametophyt		

Die Ursachen der Veränderung der homologen Organe der Cormophyten. Eine vergleichende Betrachtung der erwähnten vier Hauptgruppen der Cormophyten ergibt, daß die Veränderungen aller Organe in einem Zusammenhange stehen mit den Veränderungen, welche der Generationswechsel der einfachsten Cormophyten erfahren hat.

Bei den Bryophyten ist der Generationswechsel stets deutlich ausgeprägt: auf den zumeist reich gegliederten Gametophyten mit seinen sexuellen Fortpflanzungsorganen folgt der Sporophyt mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welcher mit dem ersteren in Verbindung bleibt und in bezug auf Größe und Organausgliederung in der Regel hinter ihm zurücksteht.

Die isosporen Pteridophyten zeigen den gleichen Generationswechsel. Deutlich tritt jedoch eine Verschiebung in der Rolle der beiden Generationen ein: der Gametophyt tritt an Größe und Reichtum der Gliederung zurück, der Sporophyt erlangt in bezug auf beide Eigenschaften das Übergewicht.

Ebenfalls klaren Generationswechsel weisen die heterosporen Pteridophyten auf. Das Zurücktreten der geschlechtlichen Generation macht weitere Fortschritte, sie wird geradezu rudimentär, der Sporophyt tritt vollständig in den Vordergrund. Die Sexualität der geschlechtlichen Generation kommt schon an der ihr vorangehenden ungeschlechtlichen Generation zur Geltung, da schon die Sporangien des Sporophyten einen Dimorphismus erkennen lassen, der dann die Gesamtgestaltung des weiblichen und männlichen Gametophyten beherrscht.

Die Zweiteilung im Leben der Pflanze, in welcher der Generationswechsel zum Ausdrucke kommt, tritt bei den Gymnospermen im äußeren Baue nicht mehr hervor. Der sexuelle Dimorphismus der den Sporangien entsprechenden Organe hat sich dadurch verstärkt, daß diese selbst zu Geschlechtsorganen werden, weil die den Gametophyten entsprechenden Organe in ihnen zur Ausbildung kommen.

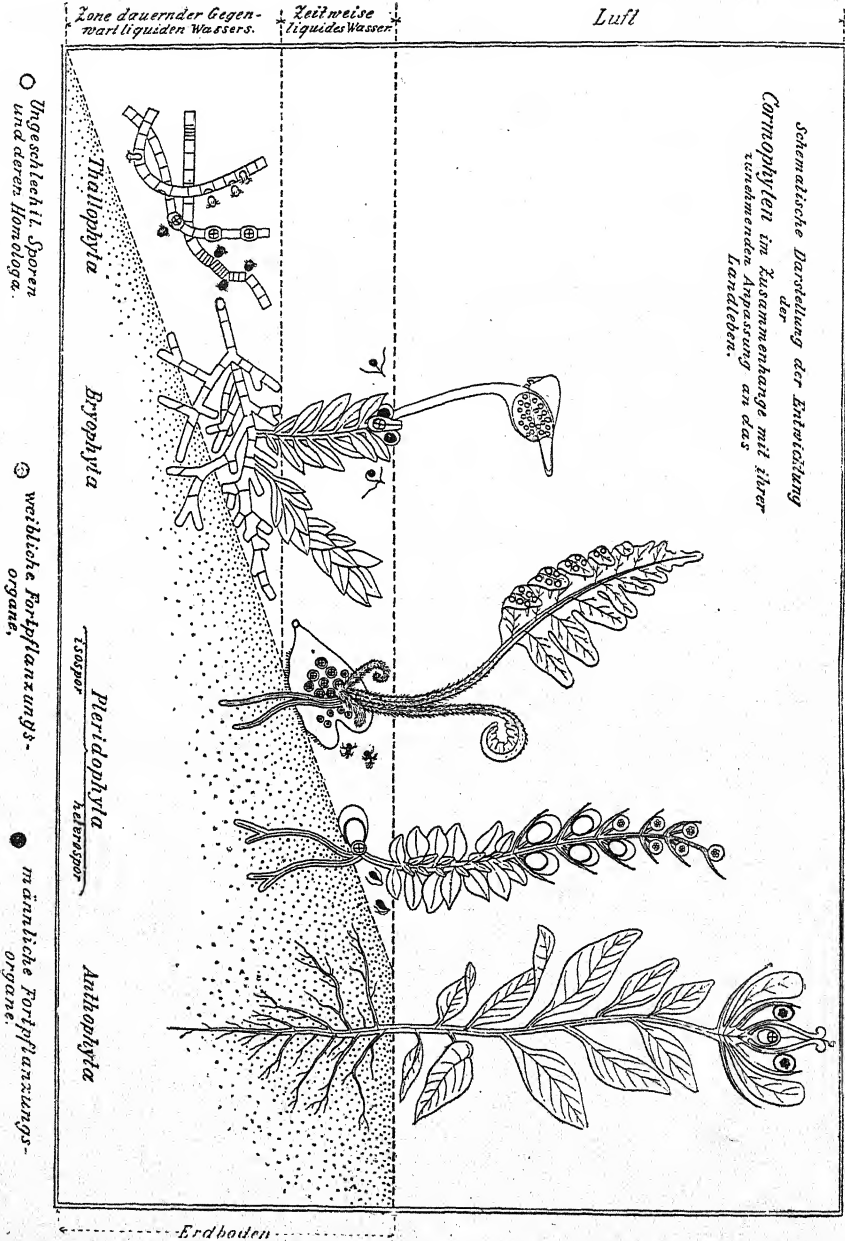
Bei den Angiospermen erfährt diese Veränderung des Generationswechsels, die Überführung der ungeschlechtlichen Generation in eine geschlechtliche durch Übertragung der Fortpflanzungsorgane vom Gametophyten auf den Sporophyten eine derartige Steigerung, daß es sogar nicht leicht war, die dem Gametophyten entsprechenden Teile festzustellen.

Die Zusammenstellung auf S. 276 soll durch Vorführung schematischer Figuren diese allmähliche Verschiebung in dem Verhältnisse der beiden Generationen zueinander deutlich hervortreten lassen.

Läßt sich nun eine Erklärung für diese allmählichen Veränderungen finden?

Ein Erklärungsversuch muß von der Aufklärung der Rolle ausgehen.

Schematische Darstellung der Entwicklung
der
Carnophyten im Zusammenhang mit ihrer
zunehmenden Anpassung an das
Landleben.



welche der Generationswechsel hier spielt⁹⁾. Der Generationswechsel der Bryophyten bot die Möglichkeit einer Anpassung an das Leben in zwei in bezug auf den Feuchtigkeitsgehalt verschiedenen Medien. Der Gametophyt lebt unter äußeren Verhältnissen, in denen, wenigstens zeitweise, liquides Wasser der ganzen Pflanze zur Verfügung steht. Der beste Beweis für die Abhängigkeit der Pflanze von diesem liegt in dem Umstande, daß der am Schlusse der Entwicklung des Gametophyten sich abspielende Befruchtungsakt durch im Wasser schwimmende Spermatozoiden erfolgt. Der Sporophyt ist in viel höherem Maße an das Luftleben angepaßt, er bezieht das nötige Wasser durch den Gametophyten, die an ihm entstehenden Sporen werden in weitaus den meisten Fällen durch die Luft verbreitet. (Ausnahmen bei abgeleiteten Formen.)

Schon früher wurde angedeutet, daß die Bryophyten von Formen abzuleiten sein dürften, welche einen den Chlorophyceen analogen Bau besaßen. Der Ursprung des Lebens, daher auch des pflanzlichen Lebens war zweifellos im Wasser. Der erste Schritt zur Landpflanze konnte darin bestehen, daß die beiden bei den höheren Thallophyten stets vorhandenen Arten der Fortpflanzung (sexuell und vegetativ) und die mit ihnen abschließenden Generationen in gesetzmäßiger Aufeinanderfolge eintraten und von ihnen eine dem Wasser-, die andere dem Landleben angepaßt war. Es erscheint bemerkenswert, daß auch bei Thallophyten, welche eine Anpassung an das Landleben durchmachten, ein ganz analoger Zusammenhang mit dem Generationswechsel sich zeigt, so bei den Myxophyten und Pilzen (vgl. S. 73 und 176). Der Umstand, daß gerade das Produkt der sexuellen Fortpflanzung, nämlich der Sporophyt, die Anpassung an das Landleben durchführen konnte, ist verständlich. Einerseits repräsentiert er die später entstandene Generation, deren Eigentümlichkeiten nicht in so hohem Maße erblich fixiert waren, wie die des Gametophyten; anderseits setzt die Ausbildung der für das Landleben notwendigen, bestimmt orientierten Organe (Wurzel, beziehungsweise Ernährungsmycel als Befestigungs- und ernährendes Organ; oberirdischer Teil als Assimilations-, bzw. Fortpflanzungsorgan) eine gewisse Polarität in der ersten Anlage voraus. Eine solche konnte und mußte bei einer im Verbande mit dem Gametophyten stehenden Eizelle und dem daraus hervorgehenden Embryo eintreten. Die histologische Verbindung des Sporophyten mit dem Gametophyten ermöglichte die Ernährung des ersteren durch den letzteren und damit seine relative Unabhängigkeit vom Wasser¹⁰⁾.

⁹⁾ Die im folgenden gegebene Darstellung des Zusammenhanges zwischen Generationswechsel und Evolution der Cormophyten soll die letztere verständlich machen und nicht umgekehrt eine Erklärung des Wesens des Generationswechsels überhaupt geben. Letztere setzt allgemeine biologische Gesichtspunkte voraus, vgl. S. 35.

¹⁰⁾ Dieser Vorstellung von der Ableitung der Bryophyten und ihres Generationswechsels entspricht die Einzeichnung einer Chlorophycee in der beigegebenen chematischen Darstellung; damit soll aber — ich betone dies, um Mißverständnisse zu vermeiden, nochmals — nicht gesagt sein, daß die heutigen Chlorophyceen die Vorfahren der Bryophyten

Bei den isosporen Pteridophyten tritt die von der Gegenwart des Wassers mehr abhängige (geschlechtliche) Generation zurück, die an das Landleben angepaßte bedeutend hervor: Die Pflanze ist in viel höherem Maße Landpflanze als das Moos. Im Zusammenhang damit steht die an dem Sporophyten auftretende Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel¹¹⁾, die Ausbildung von hochentwickelten Leitungsbahnen, den Leitbündeln. Die Umwandlung der an das Leben und die Fortpflanzung in zwei Medien angepaßten Pflanze in eine Landpflanze geht noch um einen Schritt weiter bei den heterosporen Pteridophyten. Die geschlechtliche Generation ist so reduziert, daß sie gerade noch hinreicht zur Ausbildung der Geschlechtsorgane, welche infolge der erblich festgehaltenen Art der Befruchtung durch Spermatozoiden von der Gegenwart liquiden Wassers abhängig ist¹²⁾. Die Notwendigkeit der tunlichsten Abkürzung der Geschlechtsgeneration bewirkt, daß der Entwicklung derselben schon im Sporangium des Sporophyten vorgearbeitet wird: der Dimorphismus der Sporangien hängt damit zusammen.

Bei den Gymnospermen endlich fällt die geschlechtliche Generation als selbständige Generation ganz weg; dies war in dem Momente möglich, in dem die Pflanze ganz zur Landpflanze wurde und an Stelle der Befruchtung durch im Wasser schwimmende Spermatozoiden die Befruchtung durch Vermittlung der Pollenschläuche trat. Außerordentlich belehrend ist in dieser Hinsicht das Verhalten der niedrigst stehenden unter den heute lebenden Gymnospermen, der Cycadinen und Ginkgoen, bei denen noch Spermatozoiden vorkommen, die in einer vom weiblichen Organe ausgeschiedenen Flüssigkeit zur Eizelle schwimmen, während zur gleichen Zeit schon die erste Andeutung des Pollenschlauches sich in der in das Nucellargewebe eindringenden Verlängerung des Pollenkornes zeigt.

Bei den Angiospermen endlich erlangt die schon bei den Gymnospermen durchgeführte Anpassung an das Landleben in mehrfacher Hinsicht die höchste Ausbildung (Ausnahmen bei abgeleiteten Formen). Die weiblichen Fortpflanzungsorgane erhalten wirksame Schutzeinrichtungen (Fruchtknoten), die Übertragung der Pollenkörner an die zur Befruchtung geeigneten Stellen erfolgt nicht bloß durch den Wind, sondern später auch durch Tiere (Insekten, Vögel). Dementsprechend erfahren auch die mit dem

waren, sondern nur angedeutet werden, daß die Vorfahren derselben etwa von der Beschaffenheit der Chlorophyceen gewesen sein könnten. Die heutigen Chlorophyceen sind durchwegs Haplobionten; es ist wohl anzunehmen, daß schon bei den Vorläufern der Bryophyten ein Generationswechsel vorhanden war.

¹¹⁾ Diese Bezeichnungen sind hier in dem Sinne gebraucht, daß unter „Wurzel“ das befestigende und nahrungsaufnehmende Organ, unter „Blatt“ das Assimilationsorgan, unter „Stamm“ der Träger derselben gemeint ist.

¹²⁾ Daß gerade unter den heute lebenden heterosporen Pteridophyten relativ nicht wenige Wasserpflanzen sind (*Hydropteridales*), widerspricht dieser Auffassung keineswegs. Es ist leicht einzusehen, daß gerade die Übergangstypen als Landpflanzen leicht aussterben konnten, während für die an das Wasserleben sekundär angepaßten Formen die Möglichkeit der Erhaltung größer war.

Befruchtungsvorgang indirekt in Zusammenhang stehenden Organe (Blüten-
teile) Veränderungen.

Die wichtigsten Verschiedenheiten im gesamten Aufbau, welche die großen Gruppen der Cormophyten aufweisen, stehen mithin im innigsten Zusammenhang mit der zunehmenden Unabhängigkeit eines großen Teiles der Pflanze von der Gegenwart liquiden Wassers; die vier großen Gruppen der Cormophyten, welche wir unterscheiden, repräsentieren ebenso viele Abschnitte in dem großen Prozesse der Anpassung der ursprünglich an das Wasser vollständig gebundenen Pflanze an das Landleben. Der Generationswechsel bot die Möglichkeit für diesen Entwicklungsprozeß.

Die Aufdeckung von Homologien zwischen den S. 260 u. 261 unterschiedenen Gruppen der Cormophyten, die Auffindung einer mit allen Tatsachen in Einklang stehenden Erklärung für die Veränderungen der homologen Organe gibt uns das Recht, den Stamm der Cormophyten als einen entwicklungsgeschichtlich einheitlichen zu betrachten. Nach dem Gesagten entspricht daher folgende Einteilung der Cormophyten phylogenetischen Erkenntnissen:

I. Abteilung: *Archegoniatae*, **Archegoniaten**. Generationswechsel in der Ausbildung zweier auch äußerlich scharf umgrenzter Organkomplexe mit verschiedenen Arten der Fortpflanzung deutlich ausgeprägt. Weibliche Fortpflanzungsorgane in Form von Archegonien, welche auf dem Gametophyten entstehen. Befruchtung durch Spermatozoiden. Keine Blüten¹³⁾.

1. Unterabteilung: *Bryophyta*. Charakteristik S. 260.

2. Unterabteilung: *Pteridophyta*. Charakteristik S. 260.

II. Abteilung: *Anthophyta*, **Blütenpflanzen**. Generationswechsel infolge des Umstandes, daß die dem Gametophyten entsprechenden Teile ganz im Innern von Organen des Sporophyten sich ausbilden, äußerlich nicht scharf hervortretend oder geradezu nur in Spuren nachweisbar. Weibliche Fortpflanzungsorgane (mit Ausnahme derjenigen der einfachen Formen) keine typischen Archegonien. Befruchtung durch Vermittlung eines Pollenschlauches. Eigene Sprosse im Dienste der sexuellen Fortpflanzung als Blüten ausgebildet.

1. Unterabteilung: *Gymnospermae*. Charakteristik S. 261.

2. Unterabteilung: *Angiospermae*. Charakteristik S. 261.

¹³⁾ Es liegt in der Natur eines phylogenetischen Systems (vgl. S. 12), daß die Unterschiede nicht absolut scharfe sind; die oben gegebene Einteilung wird daher auch dadurch nicht berührt, daß bei den höchstorganisierten Pteridophyten blütenartige Bildungen (*Selaginella*), daß bei den einfachsten Gymnospermen Spermatozoiden, daß bei den meisten Gymnospermen überhaupt noch Archegonien vorkommen. Durch die Verwendung der hier angeführten, sich an die herrschenden Anschauungen anlehrenden Einteilung werden zweifellos gut gekennzeichnete Entwicklungsabschnitte charakterisiert und das ist ja der Zweck eines Systems. Die in neuerer Zeit vorgeschlagene Einteilung (vgl. Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909) der Cormophyten in *Zoidiogamia* (Archegoniaten

I. Abteilung. Archegoniatae, Archegoniaten.

Charakteristik S. 279.

I. Unterabteilung. Bryophyta, Moose.

Deutlicher antithetischer Generationswechsel. Auf einen der sexuellen Fortpflanzung dienenden haploiden Organkomplex, den Gametophyten, folgt regelmäßig ein der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienender diploider Organkomplex, der Sporophyt¹⁴).

Der Gametophyt ist stets vielzellig und zeigt häufig Gliederung in ein thallusartiges chlorophyllhaltiges Anfangsstadium, das Protonema (Vorkeim) und in die Moospflanze, welche bei den meisten Formen deutliche Gliederung in Blatt und Stamm aufweist. Bei abgeleiteten Formen tritt mehrfach eine flächige Verbreiterung des Stammes und Reduktion der Blätter ein, deren assimilatorische Tätigkeit dann auf den Stamm übergeht. Auf diese Weise kommen thallusähnliche Bildungen zustande. Wurzeln fehlen, sie werden ökologisch zum Teile durch Abschnitte des Protonemas oder durch Rhizoide ersetzt. In bezug auf den anatomischen Bau ist das Fehlen von Gefäßen zu erwähnen; Leitbündel fehlen überhaupt oder sind von einfachem Baue. Der Aufbau aller Teile des Gametophyten geht in der Regel auf Teilungen (Segmentierungen) von Scheitelzellen zurück.

Der Gametophyt trägt die Geschlechtsorgane: Antheridien und Archegonien. Dieselben finden sich bei Formen mit deutlicher Gliederung in Blatt und Stamm an Sprossenden; nicht selten sind die Geschlechtsorgane tragenden* Abschnitte des Gametophyten von den vegetativen morphologisch stark verschieden: Antheridienstände (Antheridiophoren) und Archegonienstände (Archegoniophoren). Antheridien und Archegonien sind häufig von besonderen schützenden Hüllen umgeben (Involucrum, Perichaetium).

Die Antheridien¹⁵) sind kugelige, ellipsoidische oder keulenförmige Organe mit einer aus einer Zellschichte bestehenden Wand und einem zen-

+ Cycadinen und Ginkgoinen) und *Siphonogamia* trägt zwar dem Vorkommen der Spermatozoidenbefruchtung in höherem Grade Rechnung, zerreißt aber in unnatürlicher Weise die Gymnospermen. Auch die Einteilung Lotsys der *Zoidiogamia* in *Haplodiales* (= *Bryophyta*) und *Diploiales* (= *Pteridophyta* + *Cycadinae* und *Ginkgoinae*) ist ebensowenig glücklich, wie die Bugnons (1921) in *Gametophyteae* (= *Bryophyta*) und *Sporophyteae*. Die dabei verwendeten Namen müßten zu Verwechslungen mit Typen der Thallophyten führen.

¹⁴) Über experimentell erzeugte diploide Gametophyten und tetraploide Sporophyten vgl. Marchal El. et Em., Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. Roy. d. Belg., 1911.

¹⁵) Vgl. Waldner M., Entw. d. Anth. v. *Anthoc.* Sitzb. d. Wiener Ak., LXXV., 1877. — Campbell D. H., The struct. and dev. of Moss. and Ferns. 2. Aufl., 1905. — Über d. Öffnungsmechanismus vgl. Goebel K. in Ann. d. jard. bot. Buitenz., I. Suppl., 1898; Organographie, 2. Aufl., 1915.

tralen Gewebe, das aus den Mutterzellen der Spermatozoiden sich zusammensetzt. Die Spermatozoiden¹⁶⁾ bestehen im wesentlichen aus einem langgestreckten Spermakern (Abb. 187, *k*) mit hinten anhängendem Cytoplasmarest (*c*) und einem cytoplasmatischem Vorderende (*c₁*) mit zwei endständigen Cilien (*ci*), mittels deren das Spermatozoid im Wasser zu dem weiblichen Organe schwimmt. Verschiedenheiten im Antheridienbaue hängen zumeist mit Anpassungen zusammen.

Die Archegonien¹⁷⁾ sind meist annähernd flaschenförmige Organe (Abb. 188, Fig. 1; Abb. 183, Fig. 1 u. Abb. 192, Fig. 5), deren basaler Teil (Bauchteil) aus der ein- oder mehrschichtigen Wand und der Zentralzelle besteht, welche vor der Befruchtung sich in die Eizelle und die Bauchkanalzelle teilt. Der obere langgestreckte Teil des Archegoniums bildet den Hals desselben; er besteht aus einer einschichtigen Wand und einer zentralen Reihe von Halskanalzellen, die sich vor der Befruchtung auflösen und dadurch den mit einer schleimigen Flüssigkeit erfüllten Halskanal bilden (Leitungsweg für die Spermatozoiden). Zwischen den Antheridien und den Archegonien finden sich oft Paraphysen.

Der Sporophyt, bei den Bryophyten speziell. Sporogonium genannt, geht aus der befruchteten Eizelle hervor. Er bleibt mit dem Gametophyten in innigem Zusammenhange und wird zumeist von letzterem ernährt; in bezug auf die Größe tritt er zumeist hinter dem Gametophyten zurück und erscheint geradezu als Anhangsgebilde desselben. Er zeigt niemals Gliederung in Blatt und Stamm, besitzt einen basalen, die Verbindung mit dem Gametophyten herstellenden Teil, den Fuß, einen mehr oder minder verlängerten Stiel und den sporenbildenden Teil, die Kapsel, die im jugendlichen Zustande bei allen Formen aus der Wand und den Mutterzellen der Sporen, dem Archesporium, besteht. Beschaffenheit der Wand und des Archesporis, speziell Gliederung derselben bei den Gruppen der Bryophyten verschieden. Die Sporen entstehen zu viere in einer Mutterzelle; ihre Haut

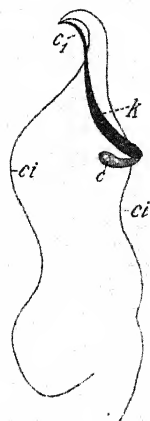


Abb. 187. Spermatozoid von *Marchantia polymorpha*; *k* Kern. *c* rückwärtiger, *c₁* vorderer Cytoplasmateil, *ci* Cilien. — Stark vergr. — Nach Ikeno.

¹⁶⁾ Vgl. Ikeno S., Die Spermatogenese von *Marchantia polym.* Beih. z. bot. Zentralbl., XV., 1903. — Humphrey H. B., The developm. of *Fossombr.* Ann. of Bot., XX., 1906. — Wilson M., Spermatog. in the Bryophyt. Ann. of Bot., XXV., 1911. — Woodburn W. L., Spermatog. in cert. Hep. Ann. of Bot., XXV., 1911; Spermat. in *Blasia*. A. a. O., XXVII., 1913. — Walker N., Abnorm cell-fus. and spermatog. in *Polytrichum*. Ann. of Bot., XXVII., 1913.

¹⁷⁾ Vgl. Janeczowski E., Vgl. Unters. üb. d. Entw. d. Archeg. Botan. Zeitung, 1872. — Gayet, Rech. s. l. devel. de l'archeg. Ann. sc. nat., VIII. ser., tom. 3., 1897. — Goebel K., Organogr., 2. Aufl., 1915. — Bryan G., The archeg of *Sphagn. subsec.* Bot. Gaz., LIX., 1915. — Melin E., Üb. d. Arch. v. *Sphagn.* Sv. Bot. Tidskr., X., 1916. — Florin R., Das Archeg. v. *Riccardia*. Sv. Bot. Tidskr., XII., 1918.

besteht aus dem Exosporium (äußere Haut) und dem Endosporium; ersteres läßt häufig wieder zwei Schichten (Perine und Exine) erkennen. Mit dem Öffnen der Kapsel und dem Ausstreuen der Sporen stehen mannigfache, für die einzelnen Gruppen recht charakteristische Einrichtungen im Zusammenhange; die Sporenverbreitung erfolgt zumeist durch bewegte Luft.

Der Gametophyt erscheint in der Regel in viel höherem Maße von der Gegenwart liquiden Wassers abhängig als der Sporophyt, obgleich der erstere vielfach Einrichtungen aufweist, welche das Überdauern trockener Perioden

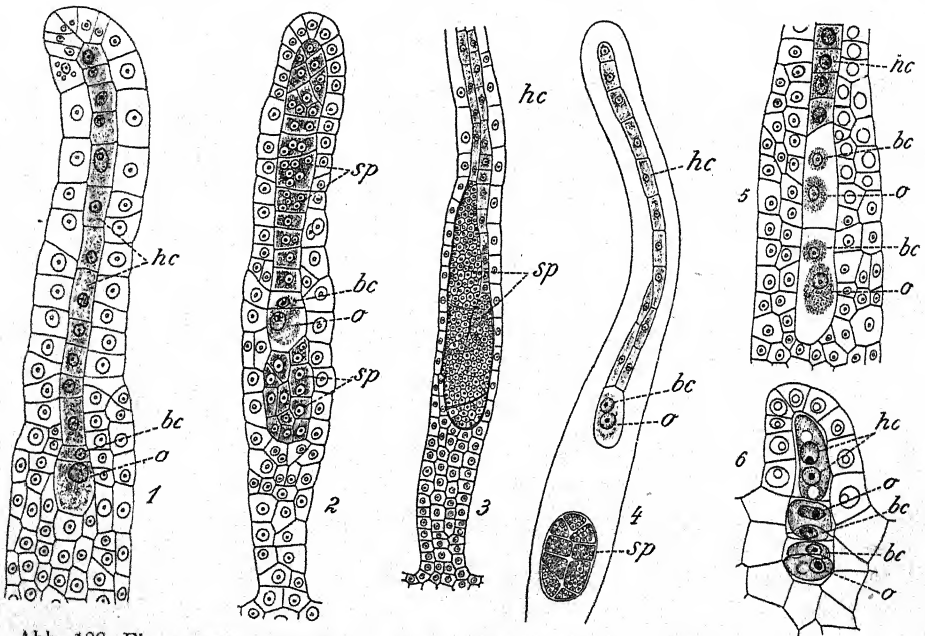


Abb. 188. Ein normales (Fig. 1) und 4 abnormale (Fig. 2–5) Archegonien von *Mnium cuspidatum*, welche die Homologien von Archegonium und Antheridium beweisen. In Fig. 2 finden sich über und unter der Eizelle (o) Teilungen, die denjenigen im Antheridium vollkommen gleichen. In Fig. 3 finden sich im Archegonium Spermatozoiden bildende Gewebe sp. Ebenso in Fig. 4 unter der Eizelle. — Fig. 5. Archegonium mit 2 Eizellen und 2 Bauchkanalzellen. In allen Figuren bedeutet bc Bauchkanalzelle, hc Halskanalzellen. — Fig. 6. Abnormes Archegonium von *Adiantum cuneatum* mit 2 Ei- und 2 Bauchkanalzellen. Fig. 1–5 nach Holferty, 6 nach Lyon.

bezwecken. Bei Wasserezutritt sich öffnende Antheridien mit im Wasser schwimmenden Spermatozoiden charakterisieren den ersteren, bei Trockenheit sich öffnende Kapseln mit durch bewegte Luft verbreiteten Sporen den letzteren.

Wie schon auf S. 260 erwähnt wurde, ist die Frage nach der Abstammung der Bryophyten noch unbeantwortet. Daß ihre Vorfahren Pflanzen vom Typus der Thallophyten waren, ist wohl unzweifelhaft. Unter den heute lebenden Thallophyten gibt es keine Formen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als Vorläufer der Bryophyten angesehen werden könnten. Bei Erörterung der Möglichkeit, bestimmte Thallophyten zu den Bryophyten in

Beziehung zu bringen, hat man insbesondere die Chlorophyceen und die Phäophyten in Betracht gezogen. Die Heranziehung der letzteren hängt mit der Frage nach dem Ursprung der Archegonien und Antheridien zusammen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese auf vielzellige Gametangien zurückzuführen sind, indem periphere Zellschichten zur Wand wurden, während die zentralen Zellen einerseits die Mutterzellen der Spermatozoiden, anderseits die Eizellen und die ihnen entwicklungsgeschichtlich gleichwertigen Bauchkanal- und Halskanalzellen lieferten¹⁸⁾. Das gelegentliche Vorkommen von Spermatozoiden liefernden Zellen in Moosarchegonien, von mehr als einer Eizelle in einem Archegonium (vgl. Abb. 188) spricht sehr für diese Anschauung¹⁹⁾. Solche vielzellige Gametangien finden

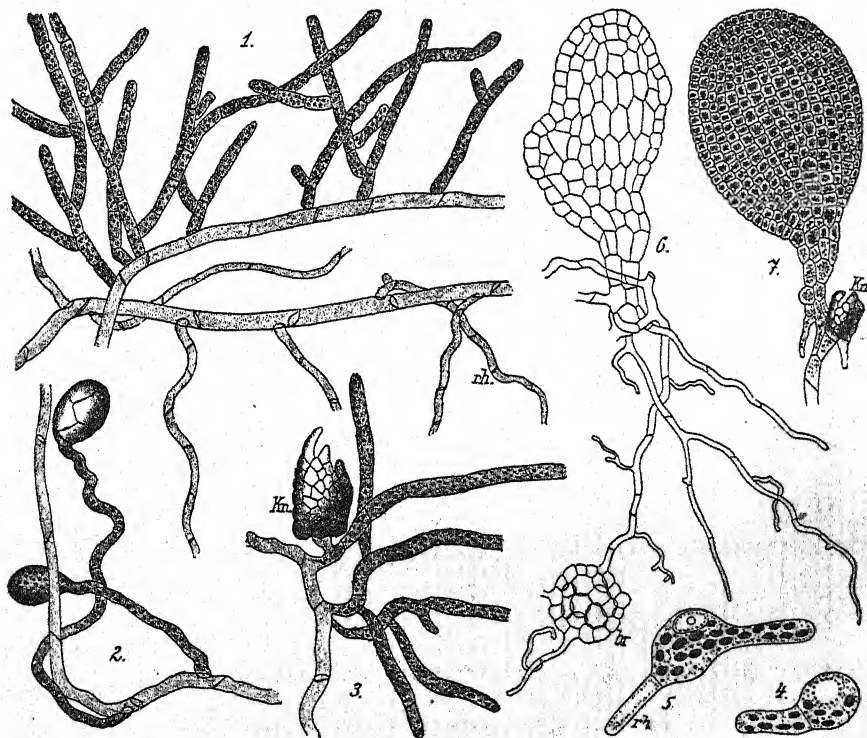


Abb. 189. Vorkeime von Laubmoosen. — Fig. 1 und 2. *Leptobryum pyriforme*; Fig. 1 Protonema mit oberirdischem und unterirdischem Teile, *rh* Rhizoid; Fig. 2 Protonemastück mit Knöllchen. — Fig. 3. *Mnium hornum*, *Kn* Knospe. — Fig. 4 u. 5. Keimende Sporen von *Funaria hygrometrica*, *rh* Rhizoid. — Fig. 6 u. 7. Protonema von *Georgia pellucida*; Fig. 6 aus einem Brutkörper (*br*) entspringend, Fig. 7 mit Knospe *Kn*. — Vergr. mit Ausnahme von 4 u. 5 (diese stärker vergr.) zirka 100fach. — Fig. 1 u. 2 Original, 3–7 nach Sachs.

sich unter den heute lebenden Pflanzen bei den Phäophyten. Trotzdem ist es nicht nötig, gerade diese für die Vorläufer der Bryophyten zu halten²⁰⁾. Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, daß die chlorophyllhaltigen Bryophyten von den braunen Phäophyten abstammen sollten, spricht der Umstand dagegen, daß die Phäophyten, welche überhaupt

¹⁸⁾ Davis B. M., The origin of the Archegonium. Ann. of Bot., XVII., 1903. — Lyon F., The evol. of the sex. org., I. c.

¹⁹⁾ Holferty G. M., The Archeg. of *Mnium cuspidatum*. The bot. Gaz., XXXVII., 1904. — Bryan, a. a. O. (vgl. S. 281).

²⁰⁾ Schenck H., Üb. d. Phylog. d. Archeg. Bot. Jahrb., XLII., 1908.

sexuelle Fortpflanzung aufweisen, örtlich nicht fixierte Eizellen haben. Daß aber die ganze Gliederung und Entwicklung des Sporophyten der Archegoniaten eine bestimmte Lage der Eizelle und des aus ihr hervorgehenden Embryo voraussetzte, wurde schon S. 277 erwähnt. Als das Wahrscheinlichste kann daher angenommen werden, daß die Bryophyten von noch unbekannten chlorophyceenähnlichen Organismen mit vielzelligen Gametangien abstammen.

Wie aus der vorstehenden Beschreibung hervorgeht, findet sich bei den Bryophyten Gliederung in Stamm und Blatt nur am Gametophyten. Blatt und Stamm sind mithin hier phylogenetisch grundverschieden von Blatt und Stamm der Pteridophyten und Anthophyten, welche dem Sporophyten angehören. Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß Blatt und Stamm der Moose anders zu benennen sind und ein solcher Vorgang wäre auch vollkommen berechtigt. Wenn ich diese Konsequenz nicht ziehe, so geschieht es nur deshalb, weil sie mir nicht unbedingt nötig erscheint; wohin käme die biologische Terminologie, wenn man immer ähnliche, aber nicht homologe Organe verschieden benennen wollte? Das Wichtigste ist das Festhalten der Erkenntnis, daß Blatt und Stamm der Bryophyten den so benannten Organen der Pteridophyten und Anthophyten nicht homolog sind.

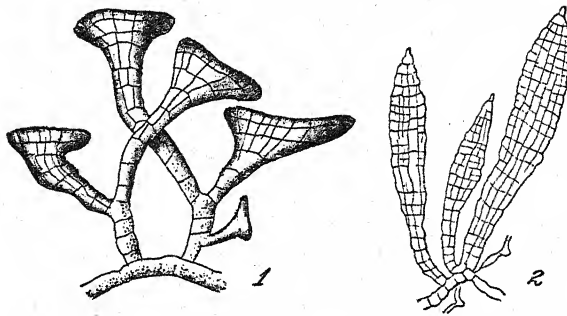


Abb. 190. Vorkeime mit differenzierten, blattähnlichen Organen von: Fig. 1 *Webera sessilis*, Fig. 2 *Tetradontium repandum*. — Vergr. — Nach Berggren.

Die Unterabteilung der Bryophyten umfaßt zwei scharf geschiedene Gruppen: die Laubmoose (*Musci*) und die Lebermoose (*Hepaticae*).

1. Klasse, Musci, Laubmoose²¹⁾.

Protonema stets deutlich entwickelt, zumeist fadenförmig und verzweigt, mit Gliederung in oberirdische chlorophyllhaltige und unterirdische chlorophyllose Teile, von denen die letzteren schief gestellte Querwände besitzen (Abb. 189, Fig. 1—3); seltener flächenförmig (*Sphagnales*, *Andreaeales*, *Georgia* u. a., vgl. Abb. 189, Fig. 6 u. 7, Abb. 201) oder mit reicherer Gliederung (*Webera*, *Ephemeropsis* u. a., vgl. Abb. 190 u. 200). Damit, daß das Protonema

²¹⁾ Allgemeine Morphologie und Physiologie: Schimper W. P., *Recherches anatom. et morphol. s. l. Mousses*, 1848. — Hofmeister W., *Vergleichende Untersuchungen d. Keimg., Entfaltg. u. Fruchtb. höherer Kryptog.*, 1851. — Sullivan W. S., *Icones musc.*, 1864. — Lorentz P. G., *Grundlin. einer vergleich. Anat. d. Laubm.*, 1867. — Goebel K., *Die Muscineen*, in Schenks Handb., 1882; *Organographie der Pflanzen*, 1898—1901; 2. Aufl., II. T., 1. Hft., 1915; *Archegoniatenstudien X, Flora*, XCVI., 1906. — Haberlandt G., *Beiträge zur Anat. u. Phys. d. Laubm.*, *Jahrb. f. w. Bot.*, XVII., 1886. — Müller C. u. Ruhland W. in Engler u. Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.*, I. 3, 1895—1901. — Tansley A. G.

vom beblätterten Stämmchen nicht wesentlich verschieden ist, hängt zusammen, daß es in den letzterwähnten Fällen manchmal schwer fällt, das Protonema gegen das Stämmchen abzugrenzen. Das Protonema ist ausdauernd oder kurzlebig; aus demselben geht die Moospflanze hervor, indem eine Zelle zur Knospe wird, in der alsbald durch schief gestellte Querwände eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle entsteht. Selten entsteht aus einem Protonema nur eine Moospflanze; meist liefert ein solches viele Pflanzen, das rasenförmige Vorkommen mancher Moose hängt damit zusammen.

Der Aufbau des Stämmchens geht auf die Segmentierung einer Scheitelzelle zurück, welche nach drei Richtungen Segmente abgibt (vgl. Abb. 191, Fig. 8 und 9). Jedes derselben zerfällt durch eine der Sproßrichtung parallele Wand in einen äußeren und einen inneren Teil; letzterer nimmt am Aufbau des Stämmchens teil, ersterer liefert ein Blatt. Die Stellung der Blätter ist eine dreizeilige oder eine durch spätere Veränderung modifiziert dreizeilige, aber fast stets „schraubige“ (Ausnahmen: zweizeilig bei *Fissidens*- und *Rhizogonium*-Arten mit zweisehnidiger Scheitelzelle, bei *Schistostega* infolge ungleichen Wachstumes der Stämmchen etc.). Der Aufbau der Blätter geht meist, wenigstens anfänglich, auf eine zweisehnidige Scheitelzelle zurück (Ausnahme bei den *Andreaeales*).

Die Stämmchen sind von sehr verschiedener Länge, verzweigt oder unverzweigt; nicht selten zeigt sich Differenzierung in rhizomartige und in aufrecht stehende Sproße, Vorkommen von stolonartigen Sproßen u. dgl. In histologischer Hinsicht sind fast alle Gewebesysteme zu konstatieren, die sich dann bei den höheren Cormophyten finden. Allgemein sind Oberhaut-

and Chick E., Not. on the conduct. syst. in Bryoph. Ann. of Bot., XV., 1901. — Campbell D. H., The struct. and devel. of Moss. and Ferns, 2. ed., 1905. — Zielinski F., Beitr. z. Biol. d. Archeg. u. d. Haube. Flora, 100. Bd., 1910. — Oltmanns F. in Handw. d. Naturw., VI., 1912. — Janzen P., Die Haube der Laubmoose. Hedwigia, LVIII., 1917; Die Blüten d. Laubm. Hedwigia, LXII., 1921. — Merl M., Scheitelzellsegmentierung u. Blattstellung d. Laubmoose. Flora, CIX., 1917. — Systematik und Geographie: Schimper W. P., Bryologia Europaea, vol. 1.—6., 1836—1855. — Müller C., Synopsis muse. frond., 1849 bis 1851; Genera muse. frond., 1901. — Mitten W., Musci austro-americe., 1859. — Jäger A. et Sauerbeck F., Genera et species muscorum, St. Gallen, 1870—1880. — Schimper W. P., Synopsis muse. Europ., ed. 2., 1876. — Juratzka J., Die Laubmoosfl. v. Öst.-Ung., 1882. — Braithwaite R., The Brit. Mossflora, 1882—95. — Lesquereux L. and James Th. P., Manual of the Moss. of N. Am., 1884. — Boulay N., Muse. d. l. France, 1., 1884. — Limpricht K. G., Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs u. d. Schweiz, 1885—1902. — Paris E. G., Index bryologicus sive Enum. Muse. hucusque cognit., 1895—1900; ed. 2., 1904 etc. — Barnes C. R. and Heald F. F., Anal. keys to the gen. and sp. of N. Am., 1897. — Fleischer M., Die Musci d. Fl. v. Buitenz., 3 Bde., 1902 bis 1908; Neue Famil., Gattg. u. Arten der Laubm. Hedwigia, 45, 1905. — Warnstorf C., Die Leber- u. Torfmoose. Kryptog. Fl. d. M. Brandenb., 1., 1903; Laubmoose. A. a. O., II., 1906. — Roth E., Die europ. Laubmoose, 1904—1905; Die europ. Torfmoose, 1906. — Brotherus V. F. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenf., I. 3., 1901—1909. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909. — Loeske L., Neue Prinz. d. syst. Bryol. Hedwigia, LIV., 1914; Stud. z. vgl. Morphol., 1910; Die Laubmoose Eur., I. Heft, 1914. — Schaede R., Embryol. Unters. z. Stammesg. I. Beitr. z. Biol. d. Pil., XIV., 1920. — Kuhlbrodt H., Üb. d. phylog. Entw. d. Spaltöffnungsapp. am Sporoph. Beitr. z. allg. Bot., II., 1922.

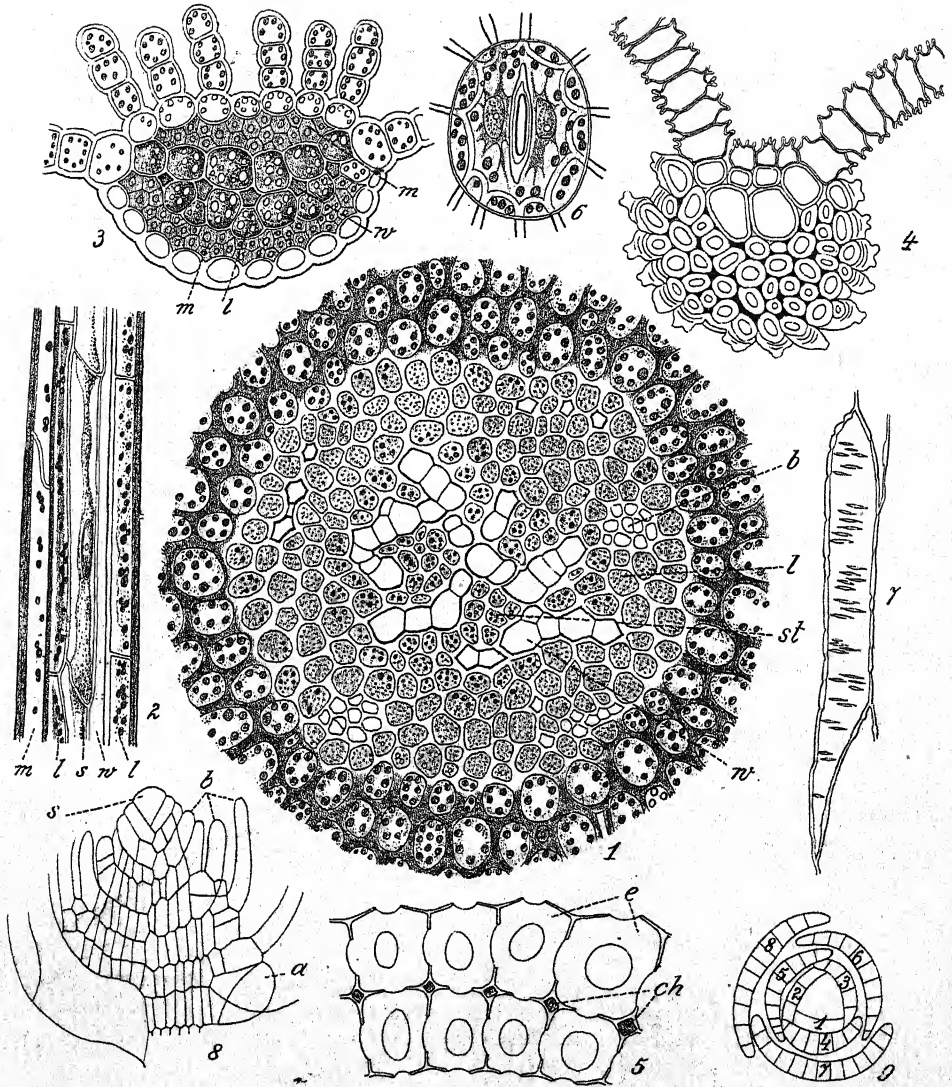


Abb. 191. Anatomischer Bau der Stämmchen, Blätter und Sporogone der Laubmoose.
 — Fig. 1. Querschnitt durch den zentralen Teil des Stämmchens von *Catharinaea undulata*,
w wasserleitende Elemente des Hadromteiles, *st* stärkeführendes Parenchym, *l* eiweißleitende
 Leptomelemente, *b* wasserleitende Elemente der Blattspuren. — Fig. 2. Längsschnitt durch
 einen Blattspurstrang derselben Art, *m* mechanische Zellen, *l* Leitparenchym, *s* Leptom-
 zelle, *w* wasserleitende Zelle. — Fig. 3. Querschnitt durch die Blattrippe derselben Art,
m mechanische Zellen, *l* Leitparenchym, *w* wasserleitende Zellen. — Fig. 4. Querschnitt
 durch die Blattrippe einer *Tortula*-Art. — Fig. 5. Stück eines Blattquerschnittes von
Leucobryum, *e* Leucocysten, *ch* Chlorocysten. — Fig. 6. Spaltöffnung vom Kapselhals von
Funaria hygrometrica. — Fig. 7. Zelle aus dem Zentralstrang des Stämmchens von *Bryum*
leucothrix. — Fig. 8. Längsschnitt durch den Stammscheitel von *Fontinalis*; *s* Scheitel-
 zelle, *b* Blattanlagen, *a* Astanlage. — Fig. 9. Querschnitt durch den Stammscheitel derselben
 Art; die Zahlen deuten die Segmente, respektive die aus diesen hervorgegangenen Blätter
 an. — Alle Figuren stark vergr. — Fig. 1–3, 6, 7 nach Haberlandt, 4 u. 5 Original,
 8 u. 9 nach Leitgeb.

zellen, mechanische Elemente (Stereiden) und Zellen, welche Wasser, beziehungsweise Assimilate leiten, zu konstatieren. Letztere vereinigen sich meist zu einfachen Leitbündeln. Bei manchen Formen (z. B. *Polytrichum*, *Atrichum*, *Dawsonia* u. a.) zeigt der Zentralstrang dem Xylem und Phloëm höherer Cormophyten analoge Teile, nämlich einen von einer Leptomhülle umgebenen Hadromstrang (vgl. Abb. 191, Fig. 1). An der Oberfläche des Stämmchens entspringen häufig haarförmige Rhizoiden, die vielfach einen dichten „Rhizoidenfilz“ bilden oder zu „Rhizoidensträngen“ sich vereinigen.

Außer den assimilierenden Blättern finden sich nicht selten reduzierte Niederblätter und dem Schutze der Geschlechtsorgane, sowie der Wasseraufsammlung dienende Hüllblätter (Involucralblätter, Perichaetialblätter). Die Blätter sind stets ungestielt, sie bestehen aus einer oder mehreren Zellagen, im letzteren Falle sind anatomische Differenzierungen häufig. Dieselben führen zur Ausbildung von Mittelsträngen, die bei hochorganisierten Formen phloëmartige und xylemartige Teile aufweisen (Abb. 191, Fig. 3) und oft über das Blattende als Grannen auslaufen, ferner zur Entwicklung randläufiger, vorherrschend mechanisch wirkender Stränge (Randsaum), zur Gliederung der Zellen der Lamina in Hyalinzellen mit Wandperforationen (*e* in Abb. 191, Fig. 5) und kleinen Assimilationszellen (*ch* in Abb. 191, Fig. 5), zur Ausbildung von Lamellen auf der Blattoberfläche (Beispiel: Abb. 191, Fig. 3) u. dgl. Bei manchen Formen sind die Blattzellen papillös (Abb. 191, Fig. 4), respektive mamillös.

Die Geschlechtsorgane treten an den Enden von Stammteilen auf. Ihre Verteilung ist verschieden. Bei diözischen Formen kommt es bisweilen zu sexuellem Dimorphismus der ganzen Pflanze (männliche Zwergpflanzen). Die Geschlechtsorgane sind häufig von eigenen Hüllblättern umgeben. Archegonien stets deutlich terminal, Antheridien manchmal scheinbar lateral (*Sphagnum*, *Polytrichum*); Archegonien und Antheridien häufig zu größeren Gruppen (Archegonien-, Antheridienstände) vereint. Archegonien und Antheridien entstehen durch Segmentierung einer Scheitelzelle, die bei den ersteren „dreischneidig“, bei den letzteren zweischneidig ist (Unterschied von den Lebermoosen). Antheridien zylindrisch, keulenförmig, selten (*Sphagnum*) kugelig, meist kurz gestielt, sich durch eine ein- oder mehrzellige „Öffnungskappe“ öffnend; Archegonien flaschenförmig, mit kräftigem, mehrzelligem Stiele (vgl. Abb. 192). Zwischen den Geschlechtsorganen finden sich zumeist sterile Gebilde von mannigfacher, meist fadenförmiger Gestalt (Paraphysen), deren Funktion in manchen Fällen darin bestehen dürfte, daß sie die ersteren vor dem Vertrocknen schützen.

Die Befruchtung der Eizelle des Archegoniums führt zur Entwicklung des Sporogons. Meist wird an einem Stämmchenscheitel nur ein Archegonium befruchtet (regelmäßig mehrere bei einigen *Mnium*- und *Dicranum*-Arten u. a.). Das Sporogon weist zumeist eine Gliederung in den Fuß, den Stiel (Seta) und die Kapsel auf; bei den *Sphagnales* und *Andreaeales* gehört der Träger dem Gametophyten an („Pseudopodium“). Der Stiel eilt in der Entwicklung der Kapsel voraus. Kapsel mit Wand, einem sterilen zentralen

Gewebe (Kolumella; dieselbe fehlt bei *Archidium*) und dem sporenbildenden Gewebe (Sporensack). Das junge Sporogon ist von einer Hülle umgeben,

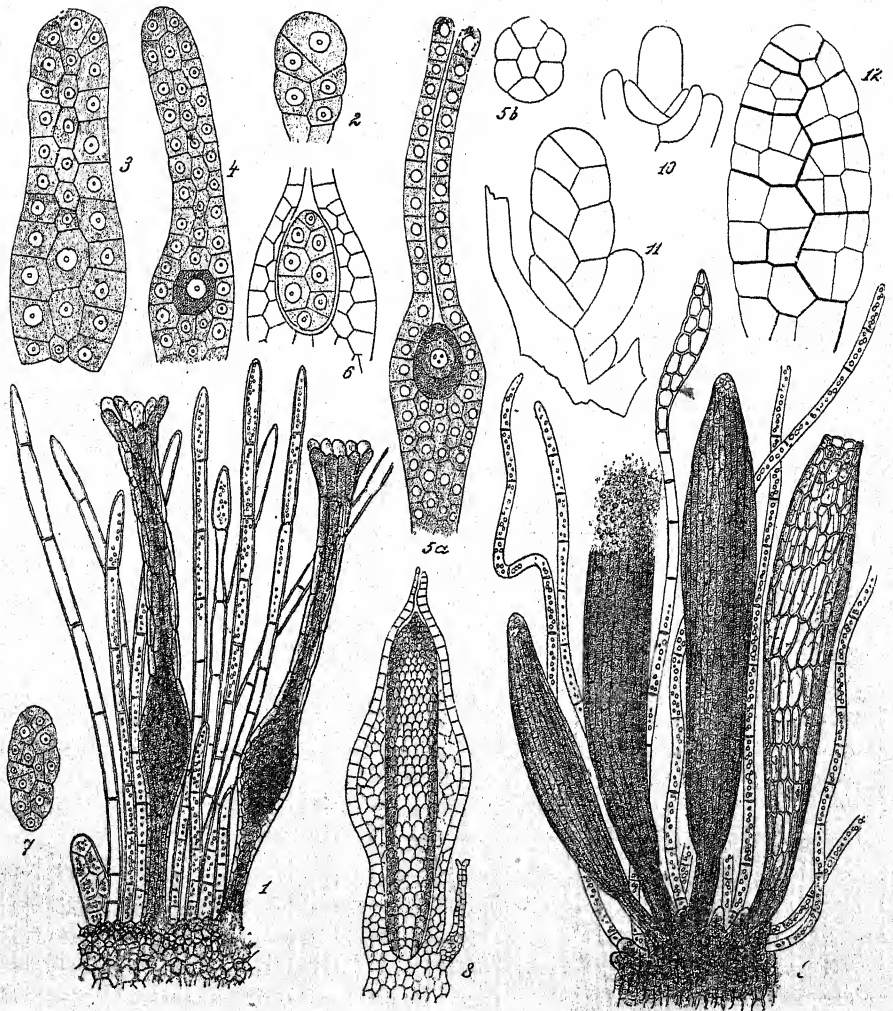


Abb. 192. Geschlechtsorgane von Laubmoosen. — Fig. 1. Archegonien und Paraphysen von *Mnium cuspidatum*. — Fig. 2–5 a. Entwicklung des Archegoniums von *Funaria hyometrica*. — Fig. 5 b. Querschnitt durch den Halsteil, schematisch. — Fig. 6. Embryo in der Bauchwand. — Fig. 7. Embryobildung vom *Phascum cuspidatum*. — Fig. 8. Anlage des Sporogons von *Phascum cuspidatum*, noch von der Archegoniumwand umgeben. — Fig. 9. Antheridien und Paraphysen von *Polytrichum commune*. — Fig. 10–12. Entwicklung des Antheridiums von *Fontinalis*. — Alle Fig. stark vergr. — Fig. 1 u. 9 nach Link, Fig. 2–6 nach Campbell, 7 u. 8 nach Hofmeister, 10–12 nach Leitgeb.

die entweder bloß aus der Archegoniumwand oder überdies aus einem dem Stammscheitel angehörenden Gewebe (Epigon) besteht. Später wird in

allen Fällen die Archegoniumwand gesprengt, der basale Teil bleibt an der Basis der Seta als „Vaginula“ zurück, während der obere Teil emporgehoben wird, entweder abstirbt oder mehr minder weitgehende Veränderungen erfährt und als Calyptra (Haube) das Sporogon bedeckt.

Der Öffnungsmechanismus und die demselben, sowie der Sporenentleerung dienenden morphologischen Eigentümlichkeiten sind bei den Gruppen der Laubmoose verschieden; zumeist öffnet sich die Kapsel mit einem schon an der jungen Kapsel vorgebildeten ringförmigen Spalt, so daß der oberste Teil der Kapsel als Deckel abfällt. Elateren fehlen.

In anatomischer Hinsicht weist das Sporogon vielfach weitgehende Differenzierungen auf; im Stiele finden sich leitende und mechanische Elemente wie im Stämmchen, in der Kapsel wird häufig Assimilationsgewebe ausgebildet, ebensolches findet sich oft in einer Anschwellung am Grunde

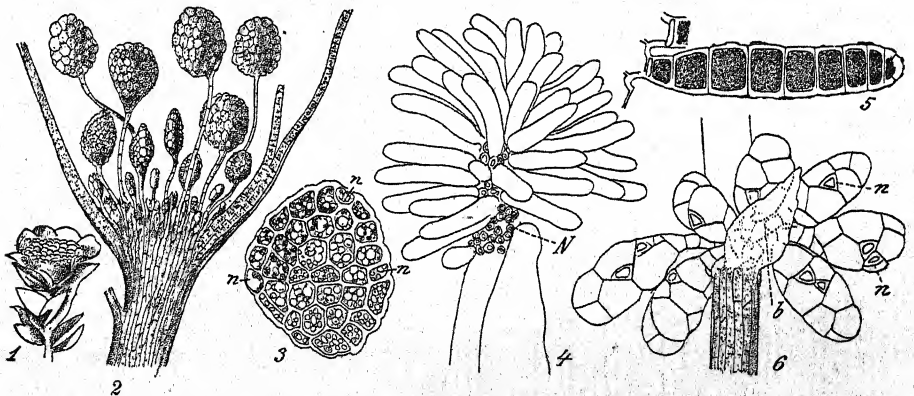


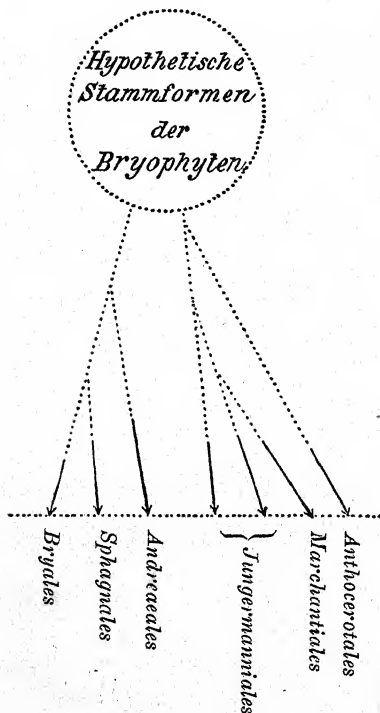
Abb. 193. Brutorgane von Laubmoosen. — Fig. 1–3. *Georgia pellucida*. Fig. 1 oberster Teil einer Brutkörper tragenden Pflanze, etwas vergr.; Fig. 2 derselbe im Längsschnitte, stärker vergr.; Fig. 3 einzelner Brutkörper, 200fach vergr., *n* Keimzellen. — Fig. 4. Blattspitze von *Ulota phyllantha* mit Brutkörpern, *N* Narben nach dem Abfallen solcher, 100fach vergr. — Fig. 5. Einzelner Brutkörper davon, 280fach vergr. — Fig. 6. Stammstück von *Leptobryum pyriforme* mit Brutkörpern, *n* Keimstellen, *b* Blatt, vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Sachs, Fig. 3–6 nach Correns.

der Kapsel, der Apophyse (Hals). Mit dem Auftreten von Assimilationsgeweben ist häufig das von Spaltöffnungen verbunden, auch Wassergewebe findet sich in den Sporogonen.

Außer der Vermehrung durch Sporen findet bei vielen Moosen vegetative Vermehrung durch mannigfache, besonders am Gametophyten auftretende Organe statt. Fast alle Teile haben die Fähigkeit, losgelöst Protonema zu entwickeln und dadurch zur Vermehrung zu führen, bei vielen Arten findet regelmäßige Loslösung einzelner Äste und Stammstücke statt (Brutäste, Brutknospen); häufig entstehen bestimmt geformte, mehrzellige Fortpflanzungskörper (Brutkörper, vgl. Abb. 193)²²⁾.

²²⁾ Correns C., Untersuchung über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane. Jena 1899. — Jongmans W. J. in Rec. d. trav. Nederl., vol. III., 1907.

Die Laubmoose sind von den Lebermoosen insbesondere verschieden durch die stärkere Entwicklung des Vorkeims, durch den nicht dorsiventral gebauten Gametophyten (Ausnahmen bei abgeleiteten Formen), durch das Verhalten der Archegonwand bei der Entwicklung des Sporogons (Haubenbildung), durch die lange währende Teilungsfähigkeit der Deckzelle des Archegoniums, sowie durch den Bau und den Öffnungsmodus der Kapsel. Die Unterschiede sind in der Mehrzahl der Fälle scharf. Die vollkommenen Homologien und die Existenz annähernder Formen (*Sphagnales* und *Andreaeales* einerseits, *Haplomitriaceae* andererseits) lassen es zweifellos erscheinen, daß beide Gruppen entwicklungsgeschichtlich zusammenhängen, wenn auch der Zusammenhang weit zurückreicht. Schwieriger zu entscheiden ist die Stellung der beiden Gruppen zueinander. Wie auf S. 261ff. dargelegt wurde,



beruht die Fortentwicklung der Cormophyten überhaupt auf der allmählichen Reduktion des Gametophyten; danach wären die Lebermoose als stärker abgeleitet zu betrachten. Für dieselbe Auffassung spricht der Umstand, daß die Ableitung der Lebermoose vom Typus der Laubmoose keine Schwierigkeiten bereitet, wohl aber die umgekehrte, daß die scheinbar so einfach gebauten Gametophyten der Lebermoose keine ursprünglichen, sondern abgeleitete sind, daß es unter den Lebermoosen Formen gibt, die deutliche Beziehungen zu den Pteridophyten aufweisen, während solche den Laubmoosen fehlen. Mit jener Auffassung steht es im Einklang, daß die einfachsten *Bryales* (*Archidiaceae*), ferner Formenreihen, die sich früh von den *Bryales* abzweigten, wie die *Sphagnales* und *Andreaeales*, also Typen, die den ursprünglichen Moosen relativ nahe stehen, Beziehungen zu den Lebermoosen haben. Wir betrachten demnach die Lebermoose als die stärker abgeleiteten Formen mit Betonung des Umstandes, daß die Ableitung derselben nicht von den heute lebenden Laubmoosen erfolgen kann, sondern weit zurück zu verlegen ist, daß die *Musci* in der Entwicklung einzelner Teile (Sporogon, Blatt) weit über jene Formen hinausgegangen sind, von denen die Ableitung stattfinden kann. Das nebenstehende Schema dürfte diese Auffassung der phylogenetischen Beziehungen der Gruppen der Bryophyten zu einander illustrieren²³⁾.

Die Laubmoose sind in zirka 12.000 Arten nahezu über die ganze Erde verbreitet. Sie fehlen dem Meere, sind im Süßwasser relativ selten und bewohnen vielfach Standorte, die nur wenigen Pflanzen sonst Existenzbedingungen darbieten (Felsen, glaziale Region). Oft treten Moose durch massenhaftes Vorkommen im Landschaftsbilde hervor, so in den polaren Gebieten und Hochgebirgsregionen, ferner als Bestandteile der untergeordneten

²³⁾ Vgl. auch Lindberg S. O., On *Zoopsis*. Journ. Linn. Soc., Bot., XIII, 1872. — Cavers F., Inter-relat. of the Bryoph. Cambridge Bot. School, VI, 1911. — Györfy L., A mohokról származ. és fejlődéstani szempontb. Termeszett. Közöly., 1913. — Eine eingehende Diskussion der ganzen Frage findet sich in Schiffner V., Die systemat.-phylogenet. Forschung in der Hepaticologie etc. Progr. rei bot., V., 1917.

Waldflora und der Epiphytenflora in den gemäßigten und tropischen Klimaten. Zweifellose fossile Moose gibt es nur aus tertiären und diluvialen Ablagerungen; ältere Formen sind zweifelhaft (z. B. *Muscites polytrichaceus* aus dem Carbon); eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse haben fossile Formen bisher nicht gebracht.

1. Ordnung. *Bryales*.

Protonema — abgesehen von wenigen abweichenden Formen, vgl. Abb. 189 und 190 — fadenförmig und verzweigt. „Pseudopodien“, welche die Sporogone tragen, fehlen.

Die wesentlichsten Unterschiede von den beiden anderen Ordnungen der Laubmoose liegen in der Entwicklung der Kapsel. Dieselbe gliedert sich im Laufe der Entwicklung bald in ein zentrales Endothecium und in das periphere Amphithecium. Das erstere differenziert sich in fertile, sporenbildende Zellen und in einen zentralen, sterilen Gewebekörper, die Columella (Abb. 194, Fig. 1 und 2) (Ausnahme: *Archidium*); die den äußeren Sporensack bildenden Zellen sind durch einen weiten Interzellularraum von der Wand getrennt und gehen wie diese aus dem Amphithecium hervor.

Die Kapsel öffnet sich entweder unregelmäßig durch Zerfall der Wand (cleistocarpe Formen) oder — und dies ist der häufigere Fall — durch das Abfallen des obersten Wandstückes als Deckel (Operculum). Mit der Abstoßung desselben steht die Ausbildung einer ringförmigen Zone von Zellen im oberen Teile der Wand, des Ringes (Annulus) im Zusammenhange. Der obere Teil der Archegoniumwand wird vom wachsenden Sporogonium zumeist emporgehoben und bildet die mannigfach gebaute Haube (Calyptra).

Fast alle deckelfrüchtigen (stegocarpen) Formen bilden an der Mündung der Kapsel zahn- oder fadenförmige Fortsätze, den Mundbesatz (das Peristom, vgl. Abb. 194) aus²⁴⁾. Derselbe ist von bedeutender Mannigfaltigkeit und spielt deshalb bei der Unterscheidung der Gattungen und Arten eine große Rolle. In der Regel gehen die Peristomzähne auf partielle Membranverdickungen in Zellen zurück, die unter dem Deckel liegen und deren Zellwände mit Ausnahme der verdickten Stellen aufgelöst werden (Abb. 194, Fig. 3—5). Das Peristom ist einfach oder doppelt, im letzteren Falle (Fig. 9) unterscheidet man ein äußeres (Exostomium) und ein inneres (Endostomium). Am Grunde erscheinen die Zähne oft durch eine Basilarhaut verbunden. Abweichungen von diesem Peristombau bei den *Georgiaceae*, *Dawsoniaceae* und *Polytrichaceae* (s. d.); hier bestehen die Peristomzähne aus ganzen Zellen; bei den *Georgiaceen* bleiben die Peristomzähne an der Innenseite mit Gewebeteilen der Columella verbunden, so daß sie scheinbar aus zahlreichen Zellreihen bestehen. Das Peristom bildet einen Verschuß der Kapsel bei

²⁴⁾ Vgl. außer der S. 283—285 zitierten Literatur: Lantzius-Béniga B. S. G., Beiträge zur Kenntnis d. inn. Baues der Moosk., insbes. des Peristoms. Nov. act. Acad. Leop.-Car., XXII. 2, 1850. — Kienitz-Gerloff F., Entwickl. der Laubmoosk. Bot. Zeitg., 1878. — Vaizey R. J., Anat. and developm. of the Sporog. Transact. Linn. Soc., 1888.

feuchter Witterung, spielt aber auch allein oder in Verbindung mit der Columella eine ökologische Rolle bei dem Ausstreuen der Sporen²⁵⁾.

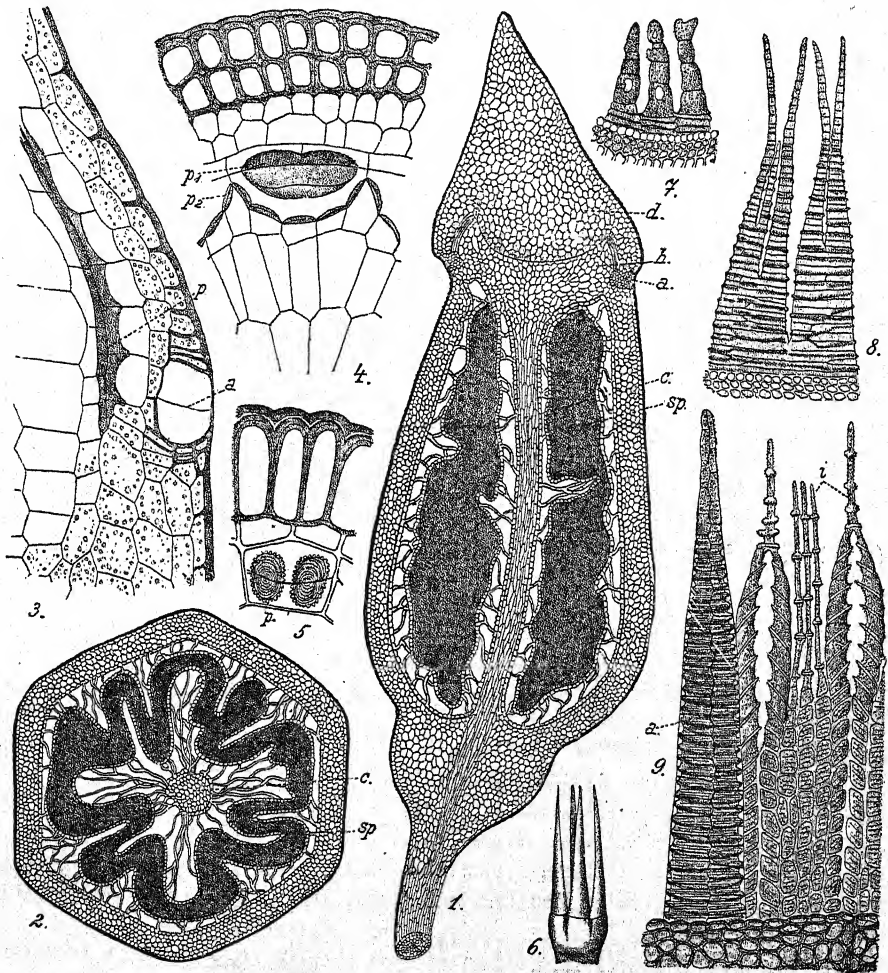


Abb. 194. Bau des Laubmoosporogons. — Fig. 1. Längsschnitt durch das Sporogon von *Polytrichum*, a Ring, d Deckel, c Columella, h diaphragmaartige Verbreiterung derselben, sp Sporenmasse vom Sporensack umgeben. — Fig. 2. Querschnitt des Sporogons von *Polytrichum*, Buchstaben wie bei Fig. 1. — Fig. 3. Längsschnitt durch den obersten Teil des Sporogons von *Didymodon rubellus* mit Peristomanlage p und Ablösungsstelle des Deckels a. — Fig. 4. Querschnitt durch ein Stück des Sporogons von *Aulacomnium*, die Bildung des äußeren (p_1) und inneren (p_2) Peristoms zeigend. — Fig. 5. Dasselbe von *Barbula fallax* mit Peristombildung p. — Fig. 6. Peristom von *Geortia pellucida*. — Fig. 7. Peristomzähne von *Weissia compacta*, Fig. 8 von *Mnium hornum*, a äußeres, i inneres Peristom. — Fig. 9 von *Mnium hornum*, a äußeres, i inneres Peristom. — Alle Figuren vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Dodel-Port, 3–5 nach Lantzius-Béniga, 6, 7, 9 nach Schimper, 8 Original.

²⁵⁾ Vgl. Goebel K. in Flora, 1895.

Das System der *Bryales* kann in phylogenetischer Hinsicht noch keinen Anspruch auf eine definitive Gestaltung erheben; es ist insbesondere bisher noch immer nicht möglich gewesen, die auf konvergenter Anpassung beruhenden Ähnlichkeiten von den Homologien durchwegs zu unterscheiden.

1. Unterordnung. *Archidiineae*. Kapsel lange von der Haube umhüllt, die zuletzt unregelmäßig zerrissen wird und deren Reste oft am Grunde der Kapsel zurückbleiben. Columella fehlt; im Sporensack sterile und fertile Zellen vermengt. — Kleine Erdmoose.

Einzigste Gattung *Archidium*. In Europa *A. alternifolium* (= *A. phascoides*); große Artenzahl in Amerika und Asien.

2. Unterordnung. *Bryineae*. Haube auf der Spitze der Kapsel; im Innern der Kapsel eine Columella.

System der *Bryineae* nach Brotherus²⁶⁾:

1. Reihe. *Acrocarpi*.

Archegonien und daher auch die Sporogone in der Regel gipfelständig an Hauptsprossen, nur manchmal infolge nachträglichen Heranwachsens von Seitensprossen pseudolateral.

1. Familie. *Dicranaceae*. Meist kräftige, seltener kleine, rasenbildende Moose. Blätter oft einseitswendig oder gekräuselt. Kapsel meist symmetrisch und geneigt, trocken oft längsfaltig. Deckel häufig langgeschnäbelt. Haube kappenförmig. Peristom einfach, 16zählig, Zähne meist zweispaltig, am Grunde oft verbunden, außen meist längsstreifig.

Seligeria. Meist sehr kleine, Kalkfelsen bewohnende Pflanzen. Peristomzähne ungeteilt oder rudimentär, z. B. *S. pusilla* in Europa, Asien und Nordamerika. — *Dicranella*. Kleine Moose. Peristomzähne ungeteilt oder geteilt. Blattzellen glatt. Artenreiche, über die ganze Erde, besonders die tropischen und subtropischen Gebiete verbreitete Gattung; in Europa verbreitet: *D. squarrosa* an feuchten Stellen, kalkmeidend, *D. varia* u. a. —

²⁶⁾ Vgl. Brotherus in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., 3. Abt., 1901 bis 1909. — In neuerer Zeit (1902—1908) hat M. Fleischer eine neue, sehr beachtenswerte Einteilung vorgenommen, die insbesondere den Bau des Peristoms berücksichtigt und die Stellung der Sporogone als Einteilungsprinzip zurücktreten läßt. Seine Hauptgruppen sind:

A. *Arthrodontei*. Peristomzähne aus Membranplatten bestehend; wenn zwei Peristome vorhanden, gehören beide derselben Gewebeschicht an.

1. *Haplolepideae*. Peristom einfach, selten fehlend. Außenschicht der Peristomzähne aus einer, Innenschicht aus zwei Reihen Membranplatten bestehend.

2. *Heterolepideae*. Im Bau der Peristomzähne bald mit 1, bald mit 3 übereinstimmend.

3. *Diplolepideae*. Peristom meist doppelt, seltener fehlend. Außenschicht der Peristomzähne aus zwei Reihen, Innenschicht aus einer Reihe Membranplatten bestehend.

B. *Amphodontei*. Peristomzähne aus Membranplatten bestehend, aber beide Peristome gehören verschiedenen Gewebeschichten an.

C. *Archidontei*. Peristomzähne aus ganzen Zellen bestehend.

Lotsy faßte (1909) die *Arthrodontei* und *Amphodontei* als *Schizodontei* zusammen.

Vgl. auch Fleischer M., Natürliches System der Laubmoose. Hedwigia, LXI., 1920, S. 390—400.

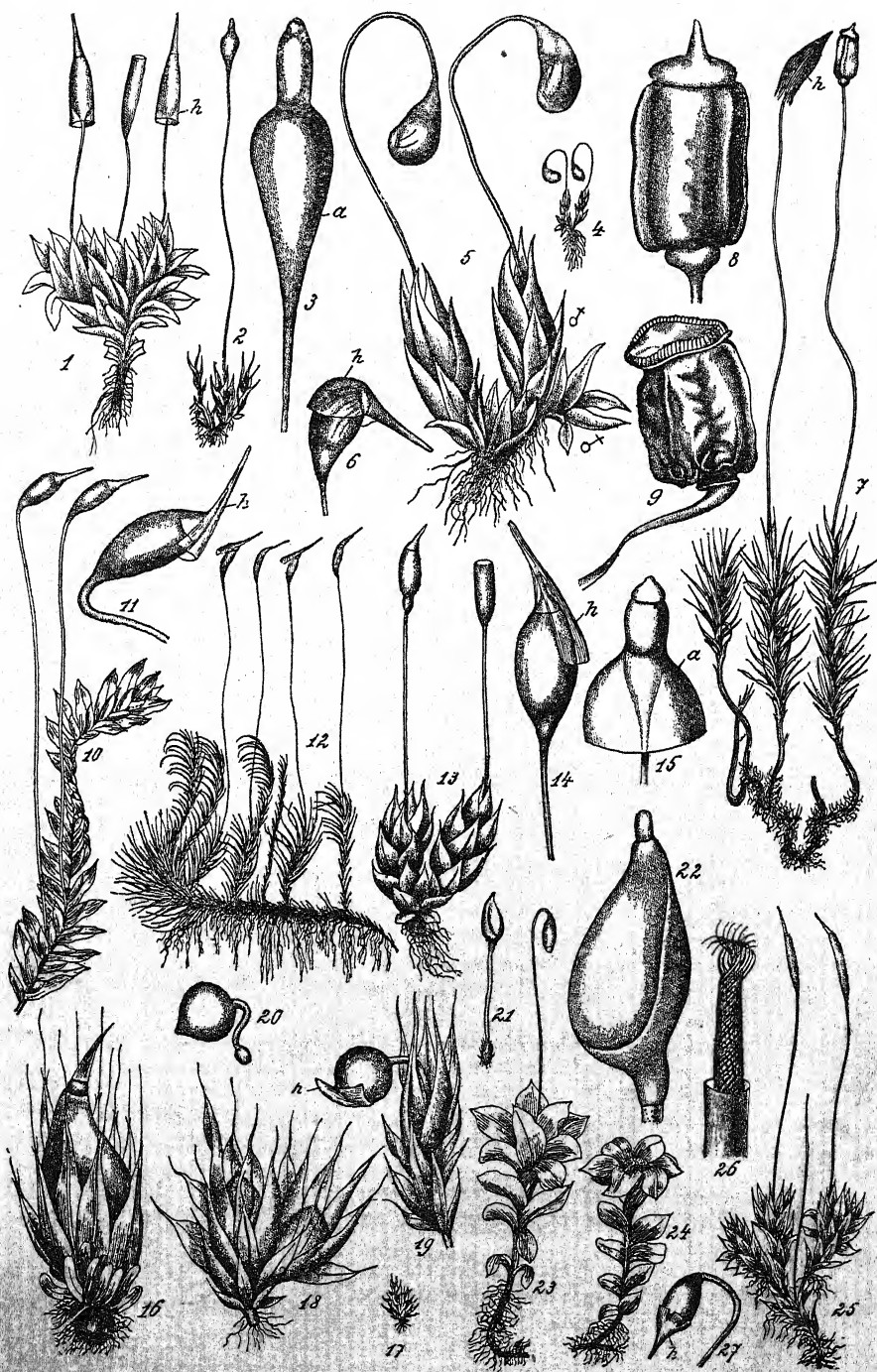


Abb. 195. *Acrocarpe* Laubmoose. — Fig. 1. *Encalypta vulgaris*. — Fig. 2 u. 3. *Splachnum ampullaceum*. — Fig. 4, 5 u. 6. *Funaria hygrometrica*. — Fig. 7–9. *Polytrichum commune*. — Fig. 10 u. 11. *Fissidens taxifolius*. — Fig. 12. *Dicranum scoparium*. — Fig. 13 u. 14. *Pterygoneurum cavifolium*. — Fig. 15. *Splachnum luteum*. — Fig. 16. *Webera sessilis*. — Fig. 17 bis 20. *Phascum cuspidatum*. — Fig. 21 u. 22. *Buxbaumia aphylla*. — Fig. 23 u. 24. *Mnium affine*. — Fig. 25 u. 26. *Tortula subulata*. — Fig. 27. *Grimmia patens*. — h Haube, a Apophyse. — Fig. 4, 7, 12, 17, 21, 23, 24 nat. Gr., die anderen vergr. — Nach Schimper, Bryol. Europ.

Cynodontium, *Oreoweisia*. Kalkmeidende, felsenbewohnende Moose mit mamillösen Blattzellen, Zähne des Peristoms ungeteilt oder geteilt. — *Dicranum*. Meist kräftige Pflanzen mit deutlich differenzierten Blattflügelzellen. Peristomzähne zweiskenkelig. Bei mehreren Arten ♂ Zwergpflanzen. Artenreiche, über die ganze Erde verbreitete Gattung; in Europa häufig: *D. scoparium* (Abb. 195, Fig. 12), *undulatum*, *majus*; *D. molle* im arktischen Gebiete oft massenhaft. — *Leucoloma*, der vorigen Gattung ähnlich, aber mit hyalin gesäumten Blättern. In zahlreichen Arten in den Tropen. Baumbewohner. — *Campylopus*. Kapsel regelmäßig. Häufig vegetative Vermehrung durch abbrechende Teile. Artenreichste Gattung der Familie (zirka 500), besonders in den Tropen; in Europa z. B. *C. fragilis*. — *Ceratodon* und *Ditrichum* mit papillösen Peristomzähnen, *C. purpureus* kosmopolitisch, *D. flexicaule* und *D. homomallum* in Europa verbreitet. — Durch kleistokarpe, d. h. nicht mit einem Deckel sich öffnende Sporogone sind die Gattungen *Bruchia* und *Pleuroidium* ausgezeichnet. — Vielzellige Sporenkörper²⁷⁾ (gekeimte Sporen) bei den der südlichen Hemisphäre angehörenden Gattungen *Dicnemon* und *Mesotus*.

2. Familie. **Leucobryaceae**. Rasenbildende Moose von meist weißlicher Färbung. Niemals direkt auf Kalk. Blattzellen dimorph: große plasmaleere Zellen mit Perforationen (Leukozyten), dazwischen kleine chlorophyllhaltige Zellen (Chlorozyten) (Abb. 191, Fig. 5). Kapsel regelmäßig oder zygomorph. Peristom einfach, zumeist aus 16 mehr minder zweispaltigen Zähnen bestehend. Haube kappen- oder mützenförmig.

Vorherrschend tropische und subtropische Formen. Artenreiche Gattungen: *Leucobryum* (einige Arten in gemäßigten Klimaten, z. B. *L. glaucum* in Europa); *Leucophanes*, baumbewohnend, tropisch.

3. Familie. **Fissidentaceae**. Selten dichtrasig. Ältere Stämmchenteile mit zweischneidiger Scheitelzelle, zweizeilig beblättert. Blätter reitend mit dorsalem Flügel. Kapsel regelmäßig oder zygomorph. Peristomzähne 16, mehr minder zweispaltig. Haube kegelförmig, oft aufgeschlitzt.

Artenreiche Gattung: *Fissidens*, besonders in den Tropen. In Europa verbreitet: *F. taxifolius* (Abb. 195, Fig. 10 u. 11), *F. bryoides*, beide auch in Asien und Nordamerika. *Fissidens anomalus* mit Zwergmännchen, *F. julianus* (Europa, Nordafrika, Nordamerika) wasserbewohnend.

4. Familie. **Calymperaceae**. Meist baumbewohnend, rasenbildend. Kapsel aufrecht, regelmäßig. Peristom einfach; Zähne 16, meist ungeteilt. Haube bis an den Grund der Kapsel reichend, glockenförmig, oft einseitig aufgeschlitzt.

Durchwegs Tropenbewohner. Artenreiche Gattungen: *Syrhodon* und *Calymperes*. Blattspitzen häufig mit Brutkörpern. Bei der zweiterwähnten Gattung bleibt die Kapsel in der Calyptra eingeschlossen und die Sporen treten durch einen Spalt derselben aus.

²⁷⁾ Vgl. Goebel K., Archegoniatenstud. X. Flora, XCVI., 1906.

5. Familie. **Pottiaceae**. Erd- und Felsenmoose, rasenbildend. Blätter oft mit Endhaar. Seta meist gerade. Kapsel regelmäßig. Peristom einfach, selten fehlend, 16- bis 32zählig, im ersteren Falle die Zähne ungeteilt, durchlöchert oder gespalten. Haube kappenförmig oder glockenförmig.

4. Kapsel mit Spaltöffnungen: *Pottiaceae* (Blätter relativ breit, ei- bis spatelförmig). Artenreiche Gattungen: *Pottia* (in Europa verbreitet: *P. intermedia*, *P. minutula*) mit flachen, aufrechten Peristomzähnen, *Tortula* mit 32 stielrunden gedrehten Zähnen (Kosmopolit: *T. muralis*; verbreitet: *T. subulata* [Abb. 195, Fig. 25 u. 26], *ruralis*); *Pterygoneurum cavifolium* (Abb. 195, Fig. 13 und 14) in Europa häufig; *Acaulon* und *Phascum* (z. B. *Ph. cuspidatum*, Abb. 195, Fig. 17–20) ohne Deckel. — *Trichostomeae* (Blätter schmal, lineal-lanzettlich). Artenreiche Gattungen: *Trichostomum* mit 32 aufrechten oder schwach gedrehten Peristomzähnen, *Barbula* und *Tortella* mit 32 links gedrehten Zähnen (verbreitet: *B. unguiculata*, *B. fallax*, *T. tortuosa* u. a.), *Didymodon* mit 16 Peristomzähnen, *Hymenostomum*, *Weisia* u. a. — *Encalyptae* (Blätter breit). *Encalypta streptocarpa* und *E. vulgaris* (Abb. 195, Fig. 1) verbreitet. — *B.* Kapsel ohne Spaltöffnungen: *Cinclidoteae*. *Cinclidotus fontinaloides* in fließenden Gewässern verbreitet.

6. Familie. **Grimmiaceae**^{27a)}. Rasenbildende, steinbewohnende Moose. Blätter oft haartragend. Stiel meist gekrümmt. Kapsel regelmäßig. Haube klein, mützen- oder kappenförmig. Peristom einfach, selten fehlend; 16 Zähne, ungeteilt oder rissig durchbrochen oder gespalten.

Vorherrschend Felsenbewohner der kälteren und gemäßigten Gebiete: *Schistidium* (in Europa weit verbreitet: *S. apocarpum*), *Grimmia* (Abb. 195, Fig. 27; Peristomzähne ungeteilt, in Europa sehr verbreitet: *G. commutata*, *leucophaea*, *pulvinata* u. a.), *Rhacomitrium* (Peristomzähne zweispaltig, *Rh. canescens* sehr häufig, *Rh. lanuginosum*, Kosmopolit).

7. Familie. **Orthotrichaceae**. Rasenbildende, besonders Rinden oder Steine bewohnende Moose. Seta aufrecht. Kapsel aufrecht und regelmäßig, meist längsstreifig, entleert gefurcht. Haube kappen- oder glockenförmig, oft behaart, längsfaltig. Peristom selten fehlend oder einfach, meist doppelt; die 16 Zähne des äußeren Peristoms öfters paarig verbunden.

Beziehungen zu den Grimmiaceen. — *Zygodon* mit kappenförmiger Haube. *Ulota* und *Orthotrichum* mit glockenförmiger Haube sind artenreiche Gattungen. In Europa und Nordamerika verbreitet: *U. crista*, *U. crispula* u. a.; kosmopolitisch: *O. anomalum*, *O. obtusifolium* u. a. — In den Tropen zahlreiche Arten der Gattungen *Schlotheimia* und *Macromitrium*.

8. Familie. **Splachnaceae**. Vorzugsweise auf vermodernden vegetabilischen und animalischen Stoffen lebend, vielfach Exkremente bewohnend. Seta aufrecht. Kapsel mit langer, keulenförmiger oder mit ausgebreiteter, lebhaft gefärbter Apophyse. Peristom aus 16 oder 32 paarig oder doppel-paarig verbundenen Zähnen bestehend.

Tayloria und *Dissodon* mit schmalem Halse; außer einigen Arten der nördlichen Hemisphäre insbesondere auf der südlichen verbreitet. — *Splachnum* mit auffallender Apophyse (Abb. 195, Fig. 2, 3, 15): *S. rubrum* mit zuletzt roter, *S. luteum* (Abb. 196) mit gelber schirmförmiger Apophyse im arktischen Gebiete, *S. ampullaceum* und *S. sphaericum* in Europa, erstere auch in Nordamerika verbreitet. — *Voitia*, hochalpin und arktisch, mit kleistokarpem Sporogon; *V. nivalis* in den Alpen und asiatischen Hochgebirgen, *V. hyperborea* arktisch. — Bei *Tetraplodon*- und *Splachnum*-Arten fungiert die Apophyse als

^{27a)} Vgl. Loeske L. Die Laubm. Europas, I., 1914.

Anlockungsmittel (Farbe und indolartiger Duft) für Dipteren, welche die Sporen verbreiten²⁸⁾.

9. Familie. *Oedipodiaceae*. Der vorigen Familie nahestehend. Apophyse fast die ganze Länge der Seta einnehmend. Peristom fehlt.

Oedipodium Griffithianum im nordwestlichen Europa mit verbreiterten Protonemataellen²⁹⁾.

10. Familie. *Disceiaceae*. Kleine Moose mit lange ausdauerndem Protonema. Kapsel geneigt. Peristom einfach, 16zählig.



Abb. 196. *Splachnum luteum*; nat. Gr. — Nach Photogr. v. F. Wettstein.

Disceium nudum auf feuchtem Boden, in Europa, Nordamerika und im arktischen Gebiete.

11. Familie. *Funariaceae*^{29a)}. Erdmoose: Kapsel mit Hals, regelmäßig oder gekrümmt. Haube in der Jugend blasig aufgetrieben, später kappen- oder müthenförmig. Peristom doppelt, rudimentär oder fehlend; Zähne des äußeren Peristoms 16, mit Längslinie.

Pyramidula- und *Physcomitrium*-Arten mit aufrechter Kapsel. Kleine, vorherrschend Schlamm und Ackerboden bewohnende Moose. — *Funaria* mit gebogener Kapsel,

²⁸⁾ Vgl. Vaizey R. J., On the morphol. of the sporoph. of *Spl. lut.* Ann. of Bot., V., 1890. — Wettstein F., Splachnaceenstudien. I. Österr. bot. Zeitschr., LXX., 1921.

²⁹⁾ Vgl. Jongmans W. J., Über Brutkörper bildende Laubmoose. Diss. 1906.

^{29a)} Vgl. Loeske L., *Funariaceae* Europas, 1914.

F. hygrometrica Kosmopolit (Abb. 195, Fig. 4–6). — *Ephemerum* (z. B. *E. serratum* auf tonigem Boden in Europa und Nordamerika), *Ephemerella* (Europa) und *Lorentziella* (Südamerika) kleistokarp.

12. Familie. **Schistostegaceae**. Zarte, Höhlen und Felsspalten bewohnende, kalkmeidende Moose, Sterile Stämmchen 2zeilig beblättert mit rippenlosen, seitlich verschmelzenden Blättern, die anfangs quer inseriert, später längsgestellt sind; fertile Stämmchen oberwärts mehrreihig beblättert. Kapsel ohne Peristom.

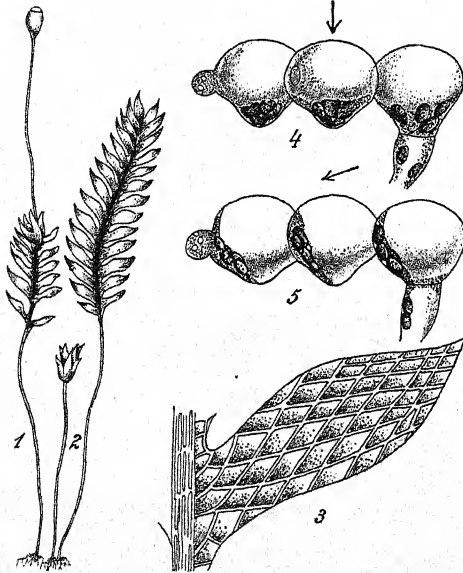


Abb. 197. *Schistostegaceae*. *Schistostega osmundacea*. — Fig. 1. Fertile Pflanze. — Fig. 2. ♂ Pflanze. — Fig. 3. Blatt. — Fig. 4 und 5. Zellen des Protonema; die Pfeile deuten die Richtung des einfallenden Lichtes an. — Vergr. — Fig. 1–3 nach Braithwaite, 4 und 5 nach Noll.

Schistostega osmundacea (Abb. 197) in Europa und Nordamerika. Das oberirdische Protonema besteht aus linsenförmigen Zellen, in denen das seitlich einfallende Licht auf die an der Rückwand befindlichen Chlorophyllkörner gesammelt und von dort zum Teile reflektiert wird (Abb. 197, Fig. 4 u. 5). Daher die volkstümliche Bezeichnung „Leuchtmoss“. — Das Protonema wurde früher als „*Catoptridium smaragdinum*“ zu den Algen gestellt.

13. Familie, **Drepanophyllaceae** und 14. Familie, **Mitteniaceae** mit scheinbar zweizeilig angeordneten Blättern.

Zur ersteren Familie gehören *Drepanophyllum* (trop. Amerika) und *Mniomalaxia* (trop.), zur letzteren *Mittenia* (Australien).

15. Familie. **Bryaceae**. Rasenbildend. Blattzellen in oberen Teile des Blattes rhombisch-6seitig, niemals papillös. Kapsel geneigt bis hängend. Peristom wie bei den vier folgenden Familien doppelt (Abb. 194, Fig. 9); äußeres aus 16 kräftigen Zähnen bestehend, inneres zart, nach oben in 16 kiel-

faltige Zähne und fadenförmige Zwischenwimpern ausgehend (letztere bisweilen rudimentär).

Umfaßt mehrere artenreiche Gattungen, so z. B. *Bryum* (in Europa verbreitete Kosmopoliten: *B. caespitium*, *B. argenteum*, *B. pseudotriquetrum*; zahlreiche andere Arten in tropischen und extratropischen Gebieten). — *Pohlia* (in Europa und Nordamerika verbreitet: *P. elongata*, *P. nutans*; letztere fast kosmopolitisch). — *Rhodobryum* mit zahlreichen tropischen Arten; *Rh. roseum* in Europa und Asien verbreitet. — *Leptobryum pyriforme* (Abb. 189, Fig. 1 u. 2) weit verbreitet. — *Mielichhoferia*.

16. Familie. **Mniaceae**. Von den *Bryaceae* verschieden durch die isodiametrisch-6seitigen Zellen in der oberen Blattpartie, durch keulenförmige, nicht fadenförmige Paraphysen.

Artenreiche Gattung: *Mnium*. Kosmopoliten: *M. rostratum* und *M. affine* (Abb. 195, Fig. 23 u. 24); in Europa verbreitet: *M. undulatum*; in Europa, Asien und Nordamerika: *M. hornum*, *M. stellare*. — *Cinclidium*.

17. Familie, *Leptostomataceae* und 18. Familie, *Rhizogoniaceae* mit basalen knospenförmigen Geschlechtssprossen, vorherrschend auf der südlichen Hemisphäre.

19. Familie. *Aulacomniaceae*. Von den vorigen Familien verschieden durch papillöse Blattzellen und längsstreifige oder längsfurchige Kapseln.

Aulacomnion palustre, insbesondere auf der nördlichen Hemisphäre sehr verbreitet; *A. turgidum* hochalpin und arktisch; *A. androgynum* in Europa und Nordamerika.

20. Familie. *Meeseaceae*. Von den vorhergehenden Familien insbesondere verschieden durch die Zähne des äußeren Peristoms, die deutlich kürzer als jene des inneren sind.

Paludella squarrosa in Europa, Nordasien und Nordamerika in Sümpfen verbreitet. — *Meesea trichodes* an humusreichen Stellen in Europa, Asien u. Nordamerika.

21. Familie. *Catoscopiaceae*.

Catoscopium nigratum auf feuchtem Boden in den nördlichen Teilen von Europa, Asien und Nordamerika und in den Gebirgen dieser Erdteile.

22. Familie. *Bartramiaceae*. Von Familie 19 insbesondere durch die kugelige Kapsel verschieden.

Bartramia pomiformis Kosmopolit. — *Plagiopus Oederi* in Europa, Asien und Nordamerika verbreitet. — *Philonotis*, verbreitete artenreiche Gattung, z. B. *Ph. fontana*, weit verbreitetes Sumpfmoss. — *Breutelia* mit zahlreichen tropischen und subtropischen Arten, *B. arcuata* auch in Europa.

23. Familie. *Timmiaceae*. Den vorigen Familien ähnlich. Zähne des äußeren Peristoms von der Mitte nach einwärts gebogen; inneres Peristom mit 64 fadenförmigen Zähnen.

Timmia bavarica auf der nördlichen Hemisphäre.

24. Familie. *Weberaceae*. Kleine erdbewohnende Moose von sehr auffallender Tracht. Protonema mit schildförmigen Assimilationsorganen (Abb. 190, Fig. 1). Blätter dimorph, die unteren stumpf, die oberen begrannt. Kapsel fast sitzend, schief kegelförmig. Haube sehr kurz, kegelförmig. Peristom doppelt; äußeres Peristom aus 16 Zähnen bestehend, inneres nicht in Zähne aufgelöst, sondern eine häutige Röhre darstellend.

Verbreitetste Art *Webera* (= *Diphyscium*) *sessilis* (Abb. 195, Fig. 16) in Europa, Asien und Nordamerika; überdies mehrere tropische und subtropische Arten.

25. Familie. *Buxbaumiaceae*. Kleine, einzeln oder truppweise auf Erde wachsende, 1jährige Waldmoose von auffallender Tracht. Stämmchen außerordentlich reduziert; ♀ Pflanzen (Abb. 198, Fig. 2) mit wenigen, fast chlorophyllosen, später protonemaartige Fäden treibenden Blättern; zur Zeit der Kapselreife blattlos; ♂ Pflanzen (Abb. 198, Fig. 1) nur ein muschelförmiges Blatt treibend, das ein Antheridium einhüllt. Kapsel gestielt, hufförmig, mit

enger Mündung. Haube sehr klein. Peristom doppelt; äußeres 1reihig oder 2- bis 4reihig, inneres Peristom eine häutige Röhre bildend.

Buxbaumia aphylla (Abb. 195, Fig. 21 u. 22 und Abb. 198, Fig. 1) und *B. indusiata* (Abb. 198, Fig. 2) in Europa, Asien und Nordamerika, *B. javanica* auf Java.

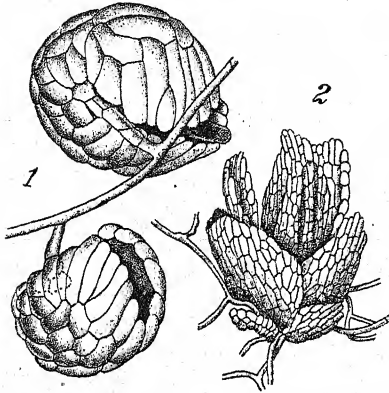


Abb. 198. *Buxbaumiaceae*. — Fig. 1. Protonemafaden mit zwei ♂ Pflänzchen von *Buxbaumia aphylla*. — Fig. 2. Weibliche Pflanze von *B. indusiata*. — Vergr. — Nach Goebel.

26. Familie. *Calomniaceae*.

Calomnion, an Baumfarnen auf Samoa, Tahiti, Neuseeland.

27. Familie. *Georgiaceae*. Gekennzeichnet durch eine 4zählige, peristomartige Bildung, welche aus dem Gewebe der Kapsel unter dem Deckel entsteht (Abb. 194, Fig. 6). Protonema mit blattartigen Assimilationsorganen (Abb. 189, Fig. 6 u. 7).

Georgia pellucida in Europa, Asien und Nordamerika verbreitet, häufig mit Brutkörper bildenden Sprossen (Abb. 193, Fig. 1 bis 3).

28. Familie. *Polytrichaceae*. Ansehnliche, oft sehr große Moose, meist erdbewohnend. Stämmchen mit wohl ausgebildetem Leitbündel (vgl. Abb. 191, Fig. 1 u. 2). Blätter an der Oberseite

mit Längslamellen (Abb. 191, Fig. 3). Kapsel aufrecht oder geneigt, stielrund oder 4- bis 6kantig. Haube meist dicht behaart. Peristom einfach, 16-, 32- bis 64zählige. Zähne nicht wie bei den anderen Familien aus Membranstücken, sondern aus ganzen Zellen gebildet. Nach Abfallen des Deckels ist die Kapsel noch durch eine hautartige Verbreiterung der Columella (Epiphragma) verschlossen (Abb. 194, Fig. 1 h).

Die Familie steht unter den im vorhergehenden besprochenen isoliert da und zeigt in mehrfacher Hinsicht relativ hohe Organisation.

Catharinaea. Kapsel stielrund, Haube nackt. *C. undulata* in Europa, Asien und Nordamerika verbreitet. — *Pogonatum*, Kapsel stielrund, Haube filzig. Kosmopolit: *P. nanum*; in Europa verbreitet: *P. aloides*, *urnigerum*; zahlreiche Arten in den Tropen. — *Polytrichum*. Kapsel 4—6 kantig. *P. commune*, größtes europäisches Moos („Widertthonmoos“), bis 50 cm lang, kosmopolitisch, oft geradezu formationsbildend (Abb. 195, Fig. 7—9); weit verbreitete Arten: *P. piliferum*, *P. juniperinum* u. a. — *Oligotrichum* mit mehreren tropischen Arten, *O. hercynicum* auch in Europa. — *Dendrologotrichum dendroides* mit bis 30 cm hohem, baumartig verzweigtem Stämmchen von Chile bis Neuseeland.

29. Familie. *Dawsoniaceae*³⁰⁾. Der vorigen Familie in vielen Merkmalen, besonders im anatomischen Baue nahestehend, aber Kapsel dorsiventral, Columella ohne Epiphragma und Peristomzähne gegliedert.

Dawsonia, fast ausschließlich in Australien. *D. superba*, bis gegen 50 cm hoch.

³⁰⁾ Vgl. Goebel K., Archegoniatenstud. X. Flora, XCVI., 1906.

2. Reihe. *Pleurocarpi*.

Archegonien und daher auch die Sporogone gipfelständig an seitlichen Kurztrieben.

Wenn auch die Hauptmenge der *Pleurocarpi* den Eindruck einer phylogenetisch einheitlichen Gruppe macht, so dürften doch einzelne Familien derselben Beziehungen zu verschiedenen Typen der *Aerocarpi* aufweisen.

30. Familie. *Erpodiaceae*. Schlanke, meist rindenbewohnende Moose mit lockerzelligem Stämmchen. Peristom fehlend oder einfach.

Tropisch oder subtropisch: *Erpodium*, *Solmsiella*.

31. Familie. *Hedwigiaceae*. Kräftige, rasenbildende, vorherrschend felsbewohnende Moose. Peristom fehlend.

Vorherrschend auf der südlichen Hemisphäre, einzelne Arten in den nördlich-extratropischen Gebieten, so *Hedwigia albicans* (fast Kosmopolit), *Braunia alopecura* u. a.

32. Familie. *Fontinalaceae*³¹). Wassermoose. Kapsel sitzend, aufrecht, regelmäßig. Haube nackt. Peristom doppelt; Zähne des inneren zu einer gitterförmig durchbrochenen Haut verbunden.

Fontinalis antipyretica, „Quellenmoos“, auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet; größte Artenzahl in Nordamerika. — *Dichelyma*.

33. Familie. *Climaciaceae*. Stattliche Moose mit rhizomartigen Sprossen und meist baumartig verzweigten Seitensprossen. Kapsel lang gestielt. Peristom doppelt.

Climacium dendroides in den nördlich extratropischen Gebieten sehr verbreitet.

34. Familie. *Leucodontaceae*. Ansehnliche, rinden- und felsbewohnende Moose. Blätter längsfaltig. Kapsel mehr oder minder gestielt, regelmäßig, aufrecht. Peristom doppelt; Zähne des inneren Peristoms oft rudimentär oder fehlend.

Leucodon sciuroides auf der nördlichen Hemisphäre verbreitet; mehrere Arten tropisch und subtropisch. — *Antitrichia curtipendula* (besonders nördliche Hemisphäre) und *A. californica* (Südwesteuropa, Nordwestafrika und Nordamerika).

35. Familie. *Cryphaeaceae*. Der vorigen Familie ähnlich. Kapsel sitzend oder sehr kurz gestielt. Peristom doppelt.

Cryphaea arborea, West- und Südeuropa und Nordafrika; mehrere Arten tropisch und subtropisch.

Hier schaltet sich eine größere Anzahl (36.—44.) kleinerer, meist tropischer und subtropischer Familien ein, die hier nur aufgezählt werden sollen: *Prionodontaceae*, *Spiridentaceae*, *Lepyrodontaceae*, *Pleurophascaceae*, *Cyrtopodiaceae*, *Echinodiaceae*, *Ptychomniaceae*, *Myuriaceae*, *Sorapillaceae*.

45. Familie. *Neckeraceae*. Vielfach große, lebhaft glänzende Moose, Baum- und Felsbewohner. Blätter manchmal scheinbar zweizeilig, oft quer-

³¹) Cardot, Monogr. d. Fontinalac. in Mem. d. l. Soc. Nat. d. Cherbourg, t. XXVIII., 1892.

gefurcht. Kapsel sitzend oder gestielt, aufrecht, regelmäßig. Haube behaart oder nackt. Peristom doppelt; Zähne des inneren auf einer Basalhaut stehend, oft durchlöchert, ohne dazwischenstehende Wimpern.

Neckera. In Europa verbreitet: *N. crispa*, *N. pennata* (Abb. 199, Fig. 7–9), *N. complanata*; die beiden letzterwähnten auch sonst in der nördlichen Hemisphäre verbreitet; zahlreiche Arten in Nordamerika, tropisch und subtropisch. — Zahlreiche Arten der

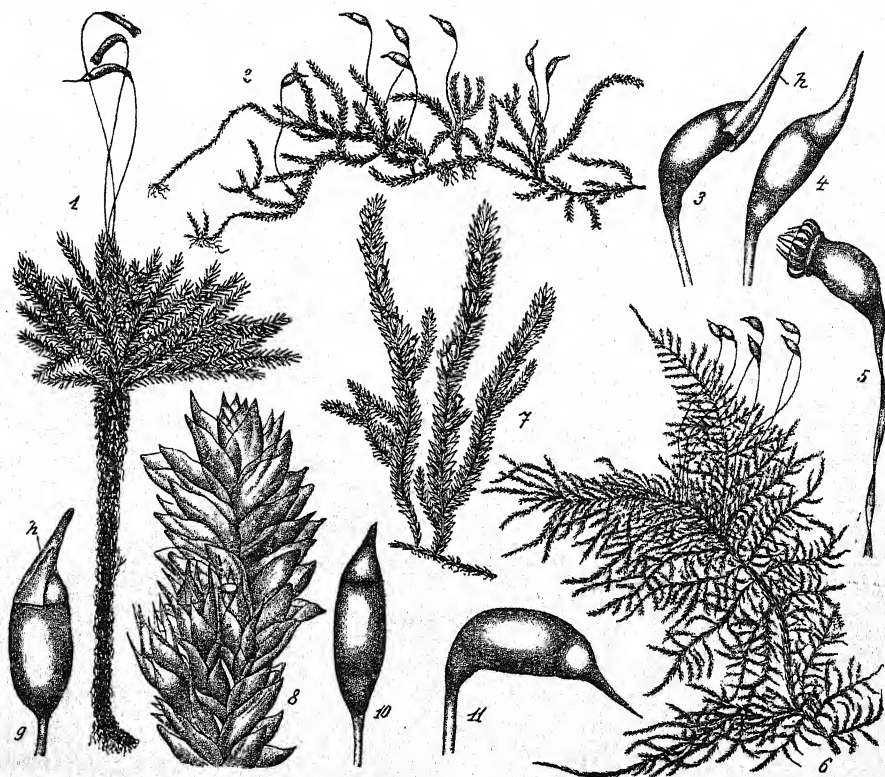


Abb. 199. Pleurokarpe Laubmoose. — Fig. 1. *Mniodendron divaricatum*. — Fig. 2. *Oxyrhygium rusciforme*. — Fig. 3–5. Sporogon davon mit Haube (Fig. 3 h), ohne Haube (Fig. 4) und ohne Deckel (Fig. 5). — Fig. 6. *Hylocomium protiferum*. — Fig. 7–9. *Neckera pennata*. — Fig. 10. *Plagiothecium laetum*, Sporogon. — Fig. 11. *Oxyrhygium speciosum*, Sporogon. — Fig. 1, 2, 6, 7 nat. Gr., 3–5, 8, 9–11 vergr. — Nach Bryologia europaea.

Gattungen *Meteorium*, *Pilotrichella*, *Papillaria*, u. a. in den Tropen, vielfach charakteristische Epiphyten auf Stämmen und Blättern der Bäume in den tropischen Regenwäldern.

46. Familie, **Lembophyllaceae** (*Isoetecium myosuroides* an feuchten kieselreichen Felsen in Europa, Nordafrika und Nordamerika); 47. Familie, **Entodontaceae** (verbreitete Arten: *Entodon orthocarpus*, *Platygyrium repens*, *Pylaisia polyantha*, *Pterigynandrum filiforme* u. a.); 48. Familie, **Fabroniaceae** (vorherrschend in den Tropen, in Europa einzelne Arten der Gattungen *Fabronia*, *Anacamptodon*, *Habrodon*);

49. Familie, **Pilotrichaceae** (*Pilotrichum*, vorherrschend Epiphyten im tropischen Amerika).

50. Familie. **Nematocaceae**. Sehr auffallend gebautes, epiphytisches Moos. Protonema mächtig entwickelt mit regelmäßig verzweigten Assimilationsästen, mit Hapteren und spitz keulenförmigen Brutkörpern. Beblätterte Sprosse sehr reduziert.

Ephemeropsis tjibodensis auf Java (Abb. 200).

51. Familie. **Hookeriaceae**. Meist ansehnliche, schattenliebende Moose. Beblätterung oft scheinbar zweizeilig. Kapsel gestielt, geneigt. Haube glatt oder behaart. Peristom doppelt; dem inneren fehlen zumeist Wimpern zwischen den Zähnen.

Zahlreiche tropische Formen. — In Europa verbreitet: *Hookeria lucens*, auch in Nordamerika. Andere *Hookeria*-Arten besonders in Australien. — *Eriopus*, bemerkenswert durch Rhizoidenbildung an der Seta. — Artenreiche Gattungen: *Daltonia*, *Distichophyllum*, *Cyclodicyon*, *Callicostella* u. a.

52. Familie. **Hypopterygiaceae**. Charakterisiert durch eine eigentümliche Beblätterung. Blätter dreireihig, zwei Reihen mit großen, die dritte ventrale mit kleinen Blättern.

Größtenteils tropische und subtropische Moose: *Hypopterygium*, *Cyathophorum*.

53. Familie **Helicophyllaceae** und

54. Familie **Rhacopilaceae**, der vorigen Familie nahestehend, insbesondere in der Beblätterung. Tropisch und subtropisch.

55. Familie. **Leskeaceae**. Meist ansehnliche, glanzlose Moose. Beblätterung allseitig; Blätter papillös. Kapsel gestielt, zumeist aufrecht und regelmäßig. Peristom doppelt; inneres Peristom kielfaltig mit Zähnen, selten zwischen diesen auch Wimpern.

Artenreiche Gattungen: *Anomodon* (in Europa, wie überhaupt in der nördlichen Hemisphäre verbreitet: *A. viticulosus*), *Leskea* (in der nördlichen Hemisphäre verbreitet: *L. polycarpa*, *L. nervosa*), *Pseudoleskea* (in Europa und Nordamerika verbreitet: *P. atrovirens*), *Thuidium* (zahlreiche Arten tropisch und subtropisch; in Europa, wie überhaupt in der nördlichen Hemisphäre verbreitet: *Th. tamariscinum*, *Th. abietinum*).

56. Familie. **Hypnaceae**. Meist ansehnliche, glänzende Moose, häufig ausgedehnte Rasen bildend. Beblätterung schraubig, aber nicht selten die

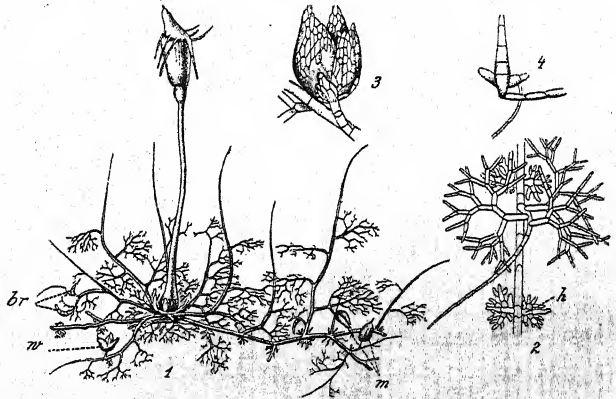


Abb. 200. **Nematocaceae**. *Ephemeropsis tjibodensis*. — Fig. 1. Ganze Pflanze, *w* weiblicher Sproß, *br* Brutkörper, *m* männliche Sproße. — Fig. 2. Stück des Protonemas, *h* Hapteren. — Fig. 3. Männlicher Sproß. — Fig. 4. Brutkörper. — Alle Figuren vergr. — Fig. 1 u. 3 nach Fleischer, 2 u. 4 nach Goebel.

Blattenden einseitswendig. Blätter fast stets nicht papillös. Kapsel gestielt, meist geneigt und gekrümmt. Deckel stumpf bis spitz oder kurz geschnäbelt. Peristom doppelt. Zwischen den Zähnen des inneren Peristoms fast stets Wimpern.

Artenreichste Familie, auf den verschiedensten Substraten über die ganze Erde verbreitet. Gattungsumgrenzung sehr schwankend. Wichtigste europäische Formen (zumeist auch sonst verbreitet): *Amblystegium serpens*, *A. riparium*. — *Cratoneuron commutatum*. — *Drepanocladus scorpioides*. — *Acrocladium cuspidatum*. — *Hygrohypnum palustre* (alle bisher genannten Arten früher als *Hypnum* bezeichnet). — *Hylocomium proliferum* (Abb. 199, Fig. 6). — *Hypnum Schreberi*. — *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Rh. triquetrus*. — *Ptilium crista-castrensis*. — *Stereodon cupressiformis* u. v. a.

57. Familie. **Brachytheciaceae**. Der vorigen Familie sehr ähnlich. Kapsel dick, kurz. Deckel meist lang geschnäbelt. Seta öfters rauh.

Ebenfalls artenreiche Familie von großer Verbreitung. Artenreichste Gattungen: *Brachythecium* (z. B. *B. salebrosum*, *B. albicans* u. a.), *Rhynchostegium* (z. B. *Rh. murale*), *Oxyrrhynchium* (z. B. *O. rusciforme*, Abb. 199, Fig. 2, *O. speciosum*, Abb. 199, Fig. 11, u. a.).

58. Familie, **Leucomiaceae**; 59. Familie, **Sematophyllaceae**; 60. Familie, **Rhegmationaceae**; 61. Familie, **Hypnodendraceae** (hierher z. B. *Mniodendron*, Abb. 199, Fig. 1); fast ausschließlich tropische und subtropische Formen.

2. Ordnung. *Sphagnales*³²⁾. Torfmoose.

Protonema flächenförmig³³⁾ (Abb. 201, Fig. 4), grün. Stämmchenverzweigung sehr regelmäßig: neben jedem vierten Blatt entspringt ein Seitensproß, derselbe teilt sich alsbald büschelig; von diesen Ästchen stehen einige ab, andere laufen am relativen Hauptstamme herab. Stämmchen ohne Zentralstrang, ebenso die Blätter ohne Mittelrippe. Die Blätter bestehen aus zweierlei Zellen (Abb. 201, Fig. 5 und 6), aus großen, chlorophyllosen Zellen (Leukozysten), welche ringförmig oder schraubig verlaufende Verdickungsleisten, sowie weite Membranöffnungen aufweisen und aus kleinen, schmalen, chlorophyllhaltigen Zellen (Chlorozysten). In der Oberhaut der Äste finden sich flaschenförmige, hyaline Zellen: „Ampullen“ (Abb. 201, Fig. 3). Die chlorophyllosen Zellen der Blätter, sowie die Ampullen hängen mit der Wasserversorgung, bzw. mit dem Schutze vor dem Vertrocknen zusammen.

Antheridien langgestielt, kugelig. Das Sporogon besitzt keine Seta, sondern wird durch den blattlosen verlängerten obersten Teil des Stämmchens, das sogenannte „Pseudopodium“ emporgehoben; in den Gipfel desselben ist der knollige Fuß eingesenkt. Calyptra fehlt. Die sporenbildenden Zellen gehen aus dem Amphithecium hervor, während aus dem Endothecium

³²⁾ Außer der S. 283 angegebenen Literatur ist zu vergleichen: Warnstorf C., Die europäischen Torfmoose. 1881; derselbe in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. 3., 1901. — Husnot T., Sphagnologia europaea, 1882. — Russow E., Zur Anatomie der Torfmoose. Schrift. d. Naturf. Ges. Dorpat, 1887. — Cardot J., Les Sph. d'Europe. Bull. soc. roy. de Belg., 1886; Revis. d. Sph. d. l'Amer. d. Nord. Bull. soc. roy. de Belg., 1887. — Oehlmann, Veget. Fortpflanzg. d. Sphagn. Dissert. Freiburg 1898.

³³⁾ Nur bei zu geringer Lichtintensität zunächst fadenförmig.

bloß die Columella hervorgeht. Die Columella reicht nicht bis an den Scheitel des Sporogons. Die Kapseln öffnen sich mit einem scharf umschriebenen Deckel, der durch Spannungsdifferenzen in der Kapselwand abgeschleudert wird, wobei auch ein Ausstoßen der Sporen stattfindet. Peristom fehlt.

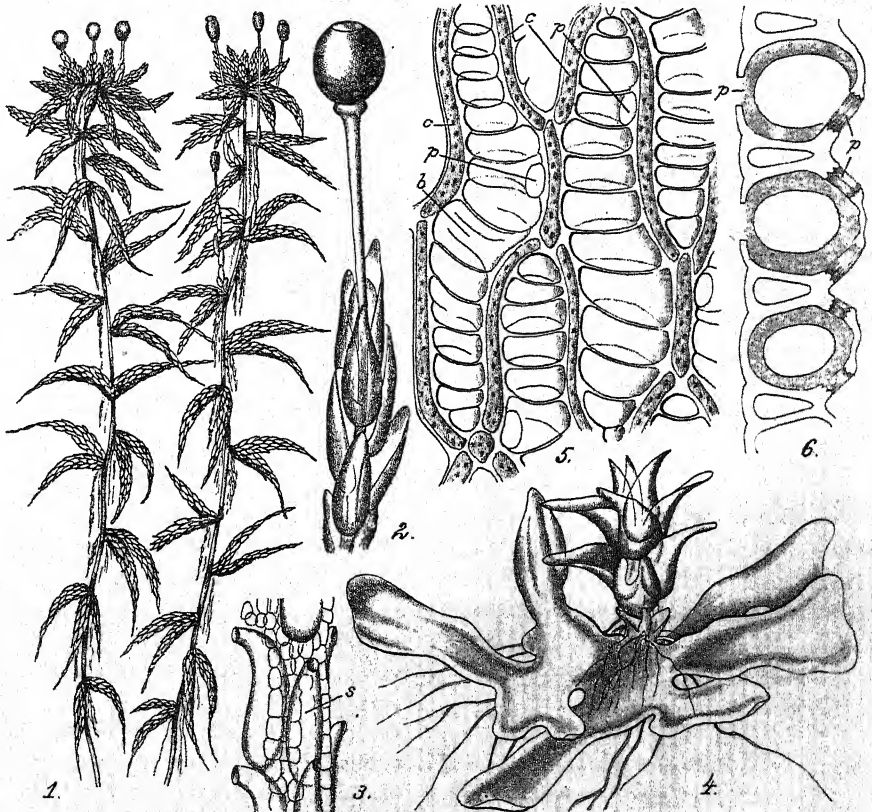


Abb. 201. *Sphagnaceae*. — Fig. 1. *Sphagnum cymbifolium* (nat. Gr.), links mit geschlossenen, rechts mit geöffneten Sporogonen. — Fig. 2. Sporogon davon vergrößert. — Fig. 3. Aststück von *Sph. moluscum*, vergrößert, s Ampullen. — Fig. 4. Protonema von *Sph. acutifolium*, vergrößert. — Fig. 5. Stück des Blattgewebes von *Sph. cymbifolium*, 400fach vergr., c chlorophyllhaltige, b chlorophyllose Zellen, p Poren. — Fig. 6. Querschnitt des Blattes von *Sph. Girgensohnii*, 450fach vergr., p Poren. — Fig. 1–5 nach Schimper, Fig. 6 nach Russow.

Von den *Bryales* sind die *Sphagnales* durch die im Drucke hervorgehobenen Merkmale deutlich und scharf geschieden; sie zeigen im Baue und in der Entwicklung der Antheridien, in einzelnen Eigentümlichkeiten des Sporogons lose Beziehungen zu den Lebermoosen.

Einzige Familie: *Sphagnaceae* mit einer Gattung, *Sphagnum* (Abb. 201). Zahlreiche Arten von recht übereinstimmender Tracht, die auf den einheitlichen Sproßaufbau und die bleichgrüne, rote oder gelbbraune Färbung

zurückzuführen ist. An feuchten Stellen und in stehenden Wasseransammlungen fast über die ganze Erde verbreitet, mit Ausnahme vieler Polargegenden; Hauptverbreitung in den extratropischen Gebieten der nördlichen Hemisphäre, wo sie einen wesentlichen Bestandteil gewisser Formationen der Torfmoore bilden.

In der Systematik der Gattung spielt der anatomische Bau der Blätter und Stämmchen eine große Rolle. Verbreitete circumpolare Arten: *S. acutifolium*, *fimbriatum*, *squarrosum*, *cymbifolium*, *cuspidatum*, *recurvum*, *Girgensohnii*, *subsecundum* u. a. Alle Arten ziehen kalk-

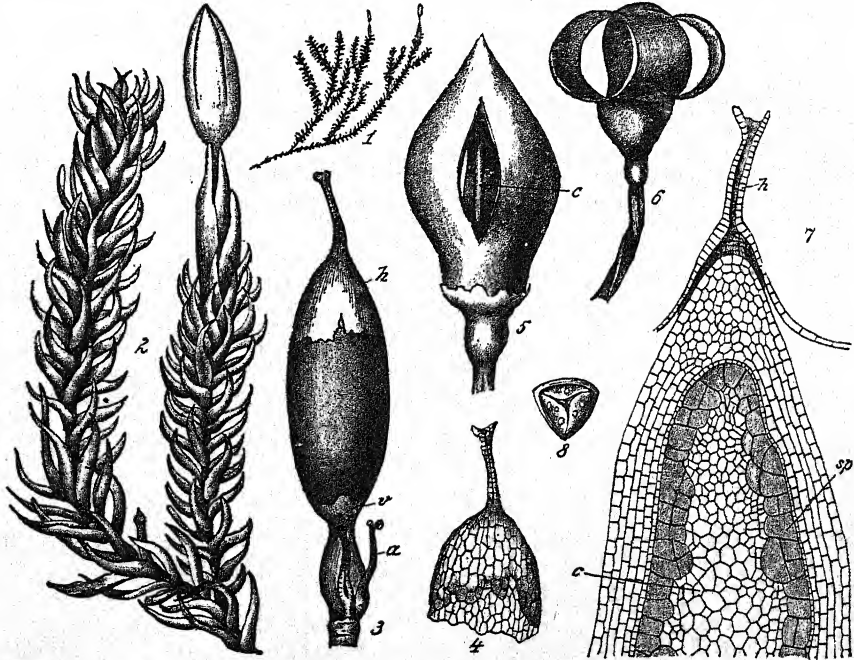


Abb. 202. *Andreaeaceae*. — Fig. 1–6. *Andreaea petrophila*. Fig. 1. Pflanze in nat. Gr.; 2 vergr., 3 junges Sporogon, *v* basaler Rest der Archegonwand, *h* Haube, *a* unbefruchtet gebliebenes Archegonium; 4 Haube; 5 aufspringendes Sporogon, *c* Columella; 6 reifes Sporogon; 3–6 stärker vergr. — Fig. 7. Oberer Teil des Sporogons von *A. rupestris* im Längsschnitte, 80fach vergr., *c* Columella, *sp* Sporen bildendes Gewebe, *h* Haube. — Fig. 8. Spore, stark vergr. — Fig. 1–6 nach Bryolog. Europ., Fig. 7 nach Kühn.

arme Standorte vor. Sphagnaceen spielen eine hervorragende Rolle bei der Torfbildung und bilden einen Hauptbestandteil vieler Torfe. Reines *Sphagnum* findet Verwendung als blut- und sekretaufsaugender Verbandstoff, wozu es sich auch infolge des Gehaltes an einem antiseptisch wirkenden Stoffe, dem Sphagnol, eignet.

3. Ordnung. *Andreaeales* ³⁴⁾.

Protonema fadenförmig oder bandartig, verzweigt, dem Substrat aufliegend oder sich über dasselbe erhebend und dann oft sproßartig gegliedert

³⁴⁾ Außer der S. 283 angegebenen Literatur: Berggren S., Stud. öfv. Mossorn. byggn. och utveck. I. 1868. — Kühn E., Zur Entwicklungsgeschichte der *Andreaeaceae*, 1870. —

(Abb. 180, Fig. 2). Stämmchen ohne Zentralstrang. Blätter aus 1 (selten 2) Zellschichten bestehend, mit oder ohne Mittelrippe. Aufbau der Blätter zurückführbar auf eine Scheitelzelle, die nur nach einer Richtung Segmente abgibt oder sich wie die der anderen Laubmoose verhält. Sporogon ohne Seta, auf verlängertem Pseudopodium stehend. Sporenbildendes Gewebe und Columella aus dem Endothecium entstehend. Die Columella steht nach oben mit der Wand nicht in Zusammenhang (Abb. 202, Fig. 7). Öffnen der Kapsel durch 4—8 Längsrisse; Deckel und Peristom fehlen. Haube sehr klein.

Die Ordnung der *Andreaeales* ist von den *Bryales* deutlich verschieden. Sie zeigt Beziehungen zu den Lebermoosen in Bau und Entwicklung der Antheridien, im Aufbau des Blattes, sowie im Sporogon.

Einzigste Familie: *Andreaeaceae*, mit einer Gattung:

Andreaea. Kalkfreie Felsen oder Erde bewohnende, meist braun oder schwärzlich gefärbte Moose. Weit verbreitet, besonders in den Polargebieten und Gebirgen.

In Europa verbreitet: *A. petrophila* (auch in Nordamerika, Tasmanien und Neuseeland) (Abb. 202).

2. Klasse. Hepaticae, Lebermoose³⁵⁾.

Die Zweiteilung des Gametophyten in Protonema und beblättertes Stämmchen ist insofern zumeist nur angedeutet, als das Protonema außerordentlich rückgebildet ist (Abb. 203). Es besitzt bei weitem nicht die morphologische und biologische Selbständigkeit wie bei den Laubmoosen und liefert sehr häufig nur 1 Stämmchen, als dessen erstes Entwicklungsstadium

- Waldner M., Die Entwicklung der Sporogone von *Andreaea* und *Sphagnum*, 1887. — Ruhland W. u. Brotherus V. F. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. 3., 1901.
- ³⁵⁾ Nees v. Esenbeck Ch. G., Naturg. d. europ. Leberm. 4 Bde. 1833—1838. — Gottsche C. M., Lindenbergh J. B. W. et Nees ab Esenbeck Ch. G., Synopsis Hepaticarum. Hamburg 1844—1847. — Hofmeister W., Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851. — Kienitz-Gerloff F., Vergl. Unters. über die Entwicklungsgeschichte der Lebermoosporang. Bot. Zeitung, 1874. — Leitgeb H., Untersuchungen über die Lebermoose. Graz 1874—1881. — Goebel C. in Schenk, Handbuch d. Bot., II. Bd., 1882; Morpholog. u. biolog. Studien, Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg, VII. et IX., 1887 u. 1890; Archegoniatenstud. I—XI., Flora, 1892—1907; Organographie, 2. Aufl., 1. Heft, 1915. — Spruce R., Hepaticae of the Amazon and of the Andes. London 1885. — Massalongo C., Repert. della Epaticol. Ital., 1886. — Schiffner V. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. 3. Abt., 1893—1895; Expos. plant. in it. ind. 1893—1894 susc. Denkschr. d. k. Akad. Wien, LXVII., 1898 u. LXX., 1900; Die Hepat. d. Fl. v. Buitenz. 1900; Hepat. europ. exsicc. 5 fasc., 1901—1908 mit krit. Bemerkg.; Syst.-phyl. Forschung in der Hepaticolog. Progr. rei bot., V., 1917. — Campbell D. H., The struct. and developm. of the Mosses and Ferns. London 1895; ed. 2., 1905. — Literaturverzeichnis in Underwood L. in Mem. Torr. Bot. Club, 1895. — Stephani F., Species Hepaticarum. Bull. herb. Boiss., 1898 u. d. folg. Bde., ferner Bull. d. I. Soc. bot. de Genève. — Solms-Laubach H. Grf., Die Marchant. Cleveid. u. ihre Verbr. Bot. Zeitg., 1899. — Pearson W. H., The Hep. of Brit. IIs. 2 Bde., 1902. — Lampa E., Unters. an einig. Leberm. Sitzb. Akad. Wien, CXI u. CXII, 1902 und 1903. — Lohmann J., Beitr. z. Chem. u. Biol. der Leberm. Beih. z. bot. Centralbl., XV., 1903. — Boulay, Musc. d. l. France. Hepat. 1904. — Müller K., Die Lebermoose in Rabenh. Kryptog.-Fl., 2. Aufl., 1906—1909. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesg., II. Bd., 1909. —

es dann aufgefaßt werden kann. Protonema-ähnliche Bildungen kommen mehrfach durch sekundäre Anpassung des Stämmchens zustande.

Der Aufbau des Stämmchens geht dauernd oder wenigstens anfangs auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück, welche nach zwei, drei oder vier Richtungen Segmente abgibt; die Zahl der Richtungen hängt mit dem Baue des fertigen Stämmchens und der Beblätterung desselben zusammen. In der Regel ist der Sproß deutlich bilateral gebaut (Ausnahmen *Haplomitrium*, *Calobryum*); diese Bilateralität äußert sich darin, daß zwei Reihen kräftiger Blätter (Oberblätter) und eine ventrale Reihe reduzierter Blätter (Unterblätter, Amphigastrien) auftreten (foliose Lebermoose) oder darin,

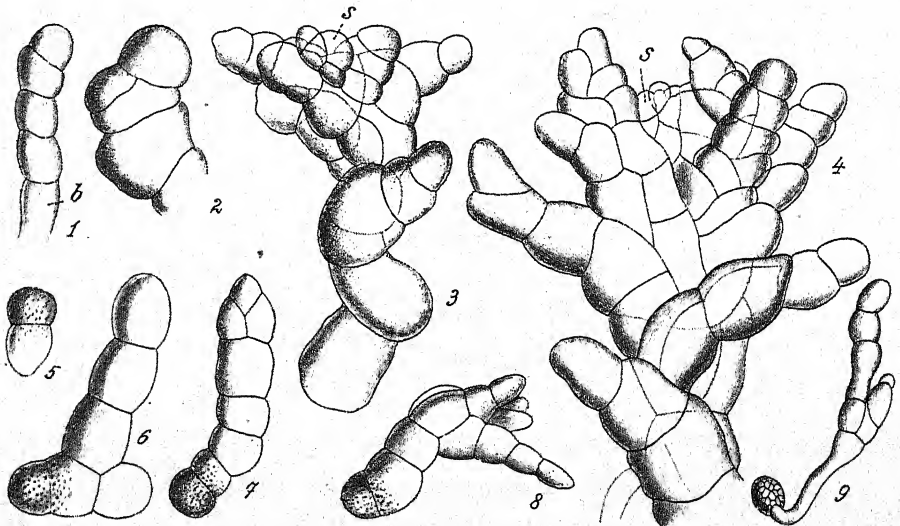


Abb. 203. Keimung von Lebermoosen (reduzierte Protonemabildung). — Fig. 1–4. *Chomio-carpon quadratus* (frondoses Lebermoos). Fig. 1 Fadenstadium (Protonema), *b* erste Zelle ober der Spore; 2–4 Sproßbildung, *s* Scheitelzelle; in Fig. 3 u. 4 noch deutliche Blattbildung; stark vergr. — Fig. 5–8. *Lophocolea bidentata* (foliose Lebermoos), bei 8 Sproßbildung; stark vergr. — Fig. 9. Protonema von *Fossombronia pusilla*. — Fig. 1–4 nach E. Lampha, 5–9 nach Leitgeb.

daß das Stämmchen selbst eine immer mehr sich steigernde, mit Reduktion der Blätter verbundene Abflachung erfährt, wodurch thallusähnliche Bildungen (Frons, frondose Lebermoose) entstehen. Die Natur der-

Kreh W., Über d. Regen. d. Leberm. Nova Acta. Leop. Carol. Ak., XC., 1909. — Evans A. W., Branch. in leafy Hep. Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Oltmanns F. in Handwörterb. d. Naturw., VI., 1912. — Meyer K., Unters. üb. d. Sporoph. d. Leberm. Ber. d. d. bot. Ges. XXXV., 1913. — Hutchinson G. H. Gametoph. of *Pellia*. Bot. Gaz., LX., 1915. — Haupt A. W., Gametoph. of *Reb. hem.* Bot. Gaz., LXXI., 1921; Embryog. and sporog. of *Reb. hem.*, l. c., 1921. — Dupler A. W., The male recept. and anth. of *Reb. hem.* Am. Journ. of Bot., IX., 1922. — Über die Cytologie der Hep. speziell vergl. Humphrey H. B., The devel. of *Fossombronia*. Ann. of Bot., XX., 1906 und die dort zit. Literatur.

selben als abgeleiteter Formen ist an dem häufigen Vorkommen reduzierter Blätter (Abb. 205, Fig. 1—4) und an der oft weitgehenden anatomischen Gliederung (vgl. Abb. 204) kenntlich. An der Unterseite der Frons finden sich häufig Ventralschuppen, die zum Teil reduzierte Blätter, zum Teil lamellenartige Auswüchse sind (Abb. 205). Der Übergang der foliosen Formen in frondose dürfte sich wiederholt bei verschiedenen Gruppen abgespielt haben³⁶). Nicht selten weichen die Sexualorgane tragenden Sprosse durch scheinbar nicht bilateralen Bau und wesentlich andere Gestalt von den vegetativen ab. In anatomischer Hinsicht zeigt das Stämmchen der foliosen Formen einen einfacheren Bau als jenes der Laubmoose. An der Vegetationsspitze und an der Unterseite der frondosen Lebermoose finden sich häufig Schleimpapillen.

Knöllchen als Reservestoffbehälter bei *Anthoceros*, *Fossombronina* u. a. Ölkörper in eigenen Zellen (Ölzellen) sind eine sehr verbreitete Erscheinung. Mycelien (ob Symbiose?) in den Rhizoiden und in Teilen der Frons häufig;

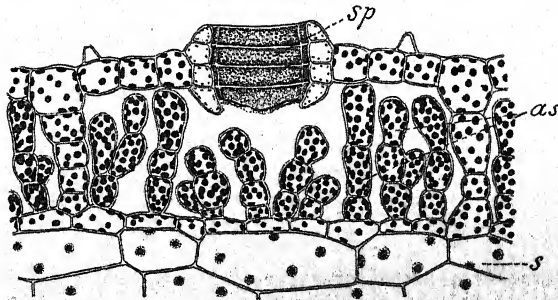


Abb. 204. Durchschnitt durch den oberen Teil der Frons von *Marchantia polymorpha*; sp Spaltöffnung, as Assimilatoren, s Speichergewebe. — Vergr. — Nach Voigt.

Nostoc-Kolonien in den Schleimhöhlen von *Anthoceros*, in den „Blattohren“ von *Blasia* u. a. (ob Symbiose?)³⁷).

Die Blätter sind meist aus einer Zellschicht gebildet und rippenlos; ihr Aufbau geht auf eine, nach einer Richtung Segmente abgliedernde Scheitelzelle zurück; sie sind meist zweilappig. Archegonien terminal oder dorsal; im Gegensatz zu den Laubmoosen verliert die Deckzelle des Archegoniumhalses sehr bald die Teilungsfähigkeit und nimmt an dem Aufbaue des Halses keinen weiteren Anteil. Antheridien nur selten terminal an Sproßenden; bei frondosen Formen sind Archegonien und Antheridien oft versenkt. Antheridien eiförmig, kugelig oder keulenförmig, länger oder kürzer gestielt.

Das Sporogon bleibt lange Zeit, zumeist bis zur Sporenreife in dem heranwachsenden Archegoniumbauche (Calyptra) eingeschlossen; dabei eilt

³⁶) Über die Beziehungen zwischen foliosen und frondosen Lebermoosen vgl. insbesondere Goebel, *Organographie*, 2. Aufl., 1. Heft, 1915.

³⁷) Peklo, J., Einiges üb. d. Mykorrhiza b. d. Musc. Bull. intern. d. l'acad. d. Bohême, 1903. — Peiree G., *Anthoc. and its Nostoc col.* Bot. Gaz., 42., 1906. — Oes A., Über d. Ass. d. Stickst. d. *Azolla*. Zeitschr. f. Bot., V., 1913.

zumeist die Kapsel in der Entwicklung dem Stiele voraus. Das Sporogon durchbricht in den meisten Fällen infolge raschen Heranwachsens des zarten Stieles die Calyptra am Scheitel, die dann als Scheide am Grunde desselben zurückbleibt und nicht, wie bei den Laubmoosen, als Haube empor-

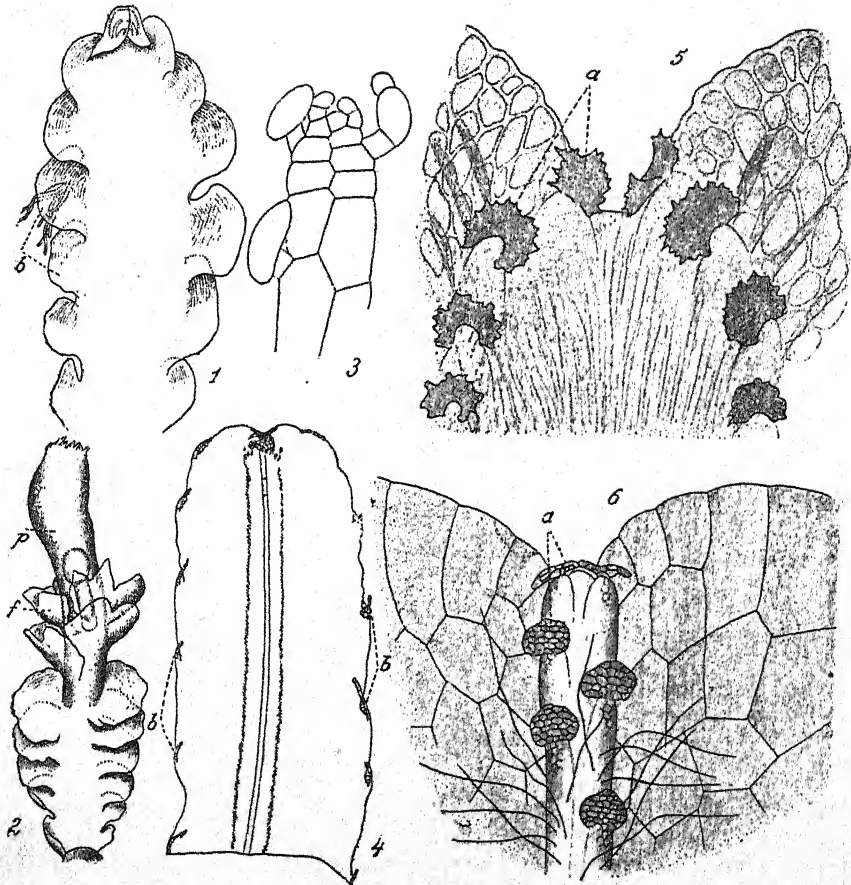


Abb. 205. Zwischenformen zwischen foliosen und frondosen Lebermoosen und Bau der Ventralschuppen bei letzteren. — Fig. 1. *Schiffneria hyalina*, Oberansicht des abgeflachten Stammes mit randständigen Blättern b. — Fig. 2. Dieselbe mit fertilem Sprosse f und Hülle des Sporogons p. — Fig. 3. *Zoopsis argentea*, Sproßende mit reduzierten Blättern. — Fig. 4. *Blyttia longispina*, Fronsspitze mit reduzierten Blättern b. — Fig. 5. Fronsscheitel von *Marchantia polymorpha*, Unterseite mit Ventralschuppen a. — Fig. 6. Dasselbe von *Conocephalus conicus*. — Alle Figuren, bes. 3, 5 u. 6, vergr. — Fig. 1 bis 4 nach Goebel, 5 und 6 Original.

gehoben wird. Nur selten bleibt das Sporogon dauernd in der Archegoniumwand eingeschlossen. Bei Entwicklung des Embryos vergrößern sich manchmal Gewebepartien unterhalb des Archegoniums derart, daß der Embryo von denselben umschlossen wird (Marsupium). Im Sporogon sondert sich früh die Wand vom zentralen Gewebe. Letzteres bildet die Sporenmutter-

zellen aus, in denen die Sporen zu je vier entstehen. Entweder wird das zentrale Gewebe nur zu Sporenmutterzellen oder es entstehen — und dies ist der häufigere Fall — daneben zwischen diesen sterile, mannigfachen ökologischen Funktionen (Ausschleudern, allmähliches Auflockern der Sporenmasse, Öffnen der Kapselwand, Nährzellen etc.) dienende, bestimmt geformte Zellen (Elateren). Dieselben sind zumeist schlauchförmig und mit schraubig verlaufenden Membranverdickungen versehen. Eine Columella findet sich bloß bei den *Anthocerotales*, fehlt sonst vollständig. Bei den *Anthocerotales* auch Assimilationsgewebe in der Sporogonwand, das sonst nicht vorhanden ist. Die Kapsel öffnet sich durch Aufreißen der Wand in klappenförmige Stücke, seltener durch unregelmäßiges Zerreißen derselben oder mit einem Deckel.

Außer der Vermehrung durch die in den Sporogonen gebildeten Sporen findet häufig ungeschlechtliche Vermehrung auch durch Organe statt, welche auf dem Gametophyten auftreten, durch Brutzellen (im Innern von Zellen gebildete bei *Riccardia*), Brutkörper und Brutspore. Dieselben werden manchmal in bestimmt gestalteten Sproßteilen (Brutbecher bei *Marchantia* [Abb. 210, Fig. 1b] und *Lunularia* [Abb. 209, Fig. 4br]) entwickelt³⁸⁾.

Über die Beziehungen der Lebermoose zu den Laubmoosen vgl. das S. 290 Gesagte³⁹⁾. Die beblätterten Formen der Lebermoose, und zwar die *Haplomitriaceae* und *Acrogynaceae* unter den *Jungermanniales* nähern sich in mehrfacher Hinsicht (Beblätterung, Stellung der Archegonien) noch am meisten dem Typus der Laubmoose; immer mehr tritt die dorsiventrale Ausbildung und damit die Reduktion der Blattbildung am Gametophyten hervor, bis schließlich thallusähnliche Bildungen entstehen, die mit den thallösen Gametophyten der Pteridophyten viel Ähnlichkeit haben. Schon bei den *Anacrogynaceae* unter den *Jungermanniales* vollzieht sich diese Umbildung; die *Marchantiales* stellen einen Seitenzweig dar, bei dem es zwar zu einer thallusartigen Ausbildung des Gametophyten, aber zu einer hohen Differenzierung in demselben gekommen ist; die *Ricciaceae* erscheinen als stark vereinfachte *Marchantiales*. Die Vereinfachung der Gametophyten geht am weitesten bei den *Anthocerotales*.

In der Verbreitung stimmen die Lebermoose mit den Laubmoosen überein, doch bevorzugen sie in der Regel feuchtere Standorte. Nur verhältnismäßig wenige Formen sind an eine xerophytische Lebensweise angepaßt. Die relativ große Abhängigkeit von Feuchtigkeit kommt in der häufigen Ausbildung von wassersammelnden Organen („Wassersäcke“ an den Blättern der *Acrogynaceae* u. dgl.) und Schleimpapillen zum Ausdruck. Fossile Formen, durch welche eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse bewirkt würde, sind bisher nicht bekannt geworden.

1. Ordnung. *Jungermanniales*.

Stämmchen zylindrisch und beblättert oder abgeflacht (Frons); in letzterem Falle mit mehr oder minder reduzierten Blättern. Geschlechtsorgane nicht auf besonders gestalteten Trägern. Sporogon gestielt,

³⁸⁾ Buch H., Über d. Brutorg. d. Leberm. Helsingfors, 1911.

³⁹⁾ Vgl. insbesondere auch die zusammenfassende Arbeit von V. Schiffner, welche auf S. 290 zitiert wurde.

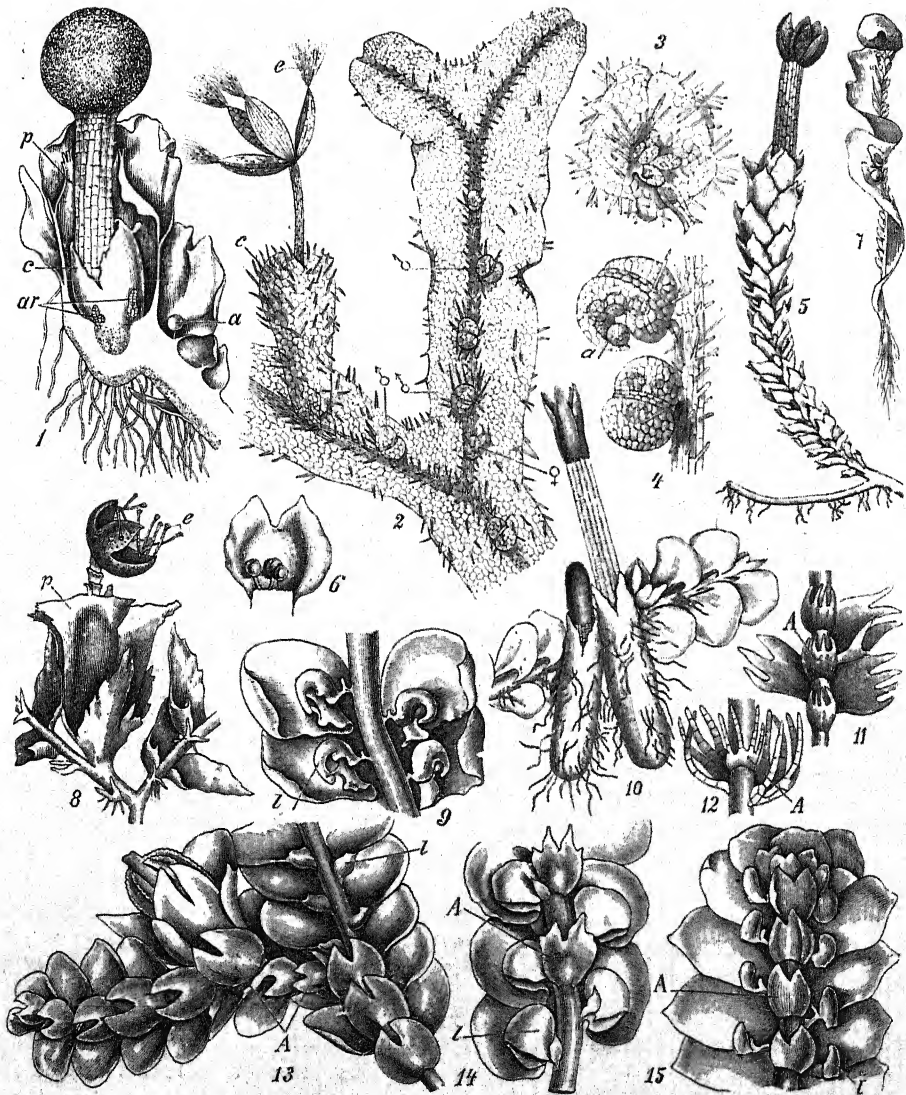


Abb. 206. *Jungermanniales*. — Fig. 1. Längsschnitt durch die sporogontragende Stamm-
spitze von *Nardia minor*, 18fach vergr.; *a* Antheridium, *ar* verkümmerte Archegonien,
c Calyptra, *p* Hülle. — Fig. 2. *Metazeria conjugata*, Stück der Frons mit Sporogon (*c* Calyptra,
e Elaterenbüschel), mit männlichen Ästchen und Archegonengruppen, vergr. — Fig. 3. Archegon-
gruppe. — Fig. 4. Zwei männliche Ästchen von derselben Pflanze. — Fig. 5. *Marsupella*
Sprucei, 15fach vergr. — Fig. 6. Blatt davon mit 3 Antheridien. — Fig. 7. *Riella helicophylla*,
1 $\frac{1}{2}$ fach vergr. — Fig. 8. *Leptolejeunia stenophylla*, Sproßstück mit Sporogon, 36fach vergr.,
p Hülle, *e* Elateren. — Fig. 9. Stammstück von *Frullania Ecklonii* mit 4 Blättern,
vergr., *l* Lobulus. — Fig. 10. Stammstück von *Jackiella javanica* mit einem unreifen und
einem reifen Sporogon, vergr. — Fig. 11. Stammstück von *Lepidozia reptans*, vergr., mit
Blättern und Amphigastrien (*A*). — Fig. 12. Dasselbe von *Lepidozia Lindenbergii*, vergr.;
Fig. 13 von *Lejeunia*; Fig. 14 von *Frullania dilatata*, vergr.; Fig. 15 von *Frullania apiculata*,
vergr. — In Fig. 11 bis 15 bedeutet *l* Lobulus, *A* Amphigastrium. — Nach Schiffner-

im Innern mit Sporen und Elateren, vierklappig aufspringend. Sporogonwand meist mehrschichtig.

1. Familie. **Haplomitriaceae**. Stämmchen aufrecht, zylindrisch, dreireihig beblättert, rhizoidenlos. Blätter nicht zweilappig. Archegonien terminal. Sporogon lange in der Calyptra eingeschlossen.

Haplomitrium Hookeri sehr selten in Nord- und Mitteleuropa; *Calobryum* (Abb. 207) mit mehreren tropischen Arten, z. B. *C. Blumei* auf Java.

2. Familie. **Acrogynaceae**. Stämmchen zylindrisch, bilateral beblättert, mit zwei Reihen von Oberblättern und einer Reihe ventraler Amphigastrien, die stark reduziert sein können (sie fehlen z. B. bei *Radula*). Nur in einzelnen Fällen zeigt das Stämmchen eine Gliederung in einen thallusähnlichen

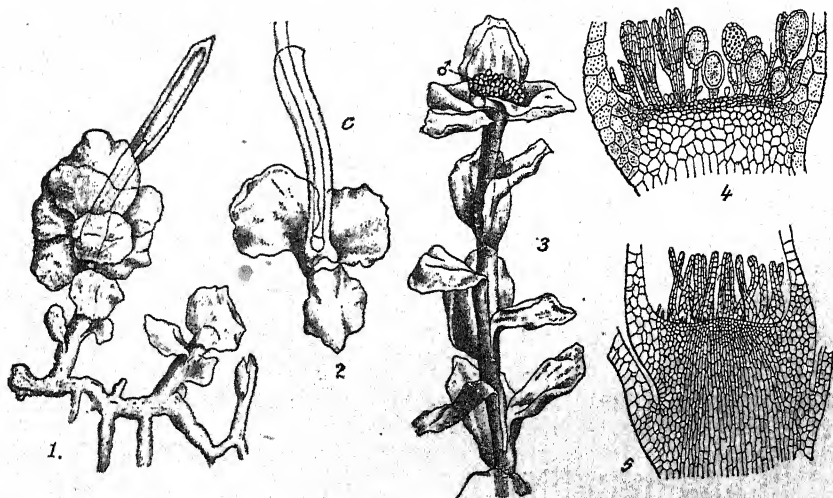


Abb. 207. *Haplomitriaceae*. — Fig. 1 bis 3. *Calobryum mnoides*; 1 weibl. Pflanze mit Sporogon in den Calyptra; 2 Sproßgipfel mit Calyptra c, 3 männliche Pflanze mit Antheridien. — Fig. 4 und 5. *C. Blumei*; 4 Längsschnitt durch einen Antheridienstand; 5 Längsschnitt durch einen Archegonienstand. — Alle Figuren vergr. — Fig. 1 bis 3 nach Gottschee, 4 und 5 nach Goebel.

und einen beblätterten Teil (*Pteropsiella*, *Metzgeriopsis* u. a.). Blätter schon der Anlage nach zweilappig, überschlächtig (d. h. Blatt mit dem vorderen Rande den Hinterrand des ober ihm stehenden Blattes deckend) oder unterschlächtig. Der untere der beiden Blattlappen ist häufig umgerollt oder zu einem keulenförmigen oder helmartigen Organ (Lobulus) umgewandelt, das verschiedene ökologische Funktionen haben kann, zumeist als Wasserspeicher dient. Archegonien terminal, demgemäß auch die Sporogone am Ende der Haupt- oder kurzer Seitensprosse. Die Hüllen der Geschlechtsorgane werden von Blättern gebildet.

Formenreichste Familie der Lebermoose. In Europa verbreitet Arten der Gattungen: *Marsupella* (Abb. 206, Fig. 5; z. B. *M. emarginata*), *Nardia* (Abb. 206, Fig. 1), *Aplozia* (z. B. *A. sphaerocarpa*), *Lophozia*, *Plagiochila* (z. B. *P. asplenioides*), *Lophocolea* (*L. bidentata*, *L. heterophylla*), *Cephalozia* (*C. bicuspidata*, *C. media*), *Bazzania* (*B. trilobata*), *Lepidozia*

z. B. *L. reptans*), *Ptilidium* (*P. ciliare*), *Trichocolea* (*T. tomentella*, Kosmopoiit), *Scapania* (z. B. *S. undulata*, *nemorosa*), *Madotheca* (z. B. *M. platyphylla*), *Lejeunia* (z. B. *L. serpyllifolia*), *Frullania* (Abb. 206, Fig. 9, 14, 15; *F. dilatata*, *F. Tamarisei*), *Radula complanata* u. a. — Artenreiche Gattungen der Tropen: *Plagiochila*, *Chloosecyphus*, *Bazzania*, *Schistochila*, *Radula*, *Madotheca*, *Cololejeunia*, *Lejeunia*, *Hygrolejeunia*, *Ceratolejeunia*, *Frullania*. — Bei einigen Gattungen (*Calypogeia*, *Aerobolbus*, *Saccogyna* u. a.) bildet sich in der Nähe der Archegonien ein Gewebewulst, der die Archegonien und später das unreife Sporogon umhüllend, sich beutelartig verlängert und in den Boden eindringt (*Marsupium*, Abb. 206, Fig. 10).

3. Familie. **Anacrogynaceae**. Stämmchen mehr oder minder thallus-ähnlich (Frons) mit reduzierten Blättern oder ganz ohne solche. Frons selbst oft blattartig gelappt. Rhizoiden niemals mit zapfenförmigen Membranverdickungen. Blätter der Anlage nach einfach. Archegonien nicht terminal. Sporogon daher seiten- oder rückenständig. Hülle der Geschlechtsorgane nicht durch Blätter gebildet.

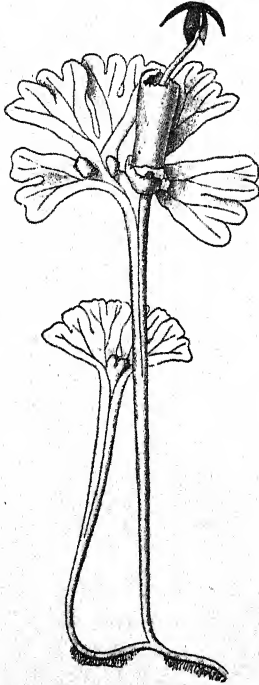


Abb. 208. *Hymenophyllum flabellatum* mit Sporogon, 2fach vergr. — Nach Goebel.

*A. Sphaerocarpeae*⁴⁰⁾. Kapsel nicht aufspringend, keine Elateren, aber sterile Zellen im Sporogon: *Sphaerocarpus*. Sporogon stiellos, von einer großen blasigen Hülle umgeben. — *Riella* (Abb. 206, Fig. 7). Stehende Wässer bewohnend. Stämmchen an einer Seite kielartig verbreitert, überdies Blättchen tragend. Kiel oft schraubig gewunden. *R. Reuteri* im Genfersee (in neuerer Zeit nicht mehr gefunden); *R. Battandieri* in Alger und in Frankreich; mehrere Arten in Nordafrika, Zentralasien, Nordamerika, Südafrika. — *B. Metzgeriae*. Kapsel vierklappig aufspringend. Elateren. — Stämmchen mit blattartigen Lappen: *Fossombronia* (in Europa *F. Dumortieri*, *angulosa*), *Blasia* (*B. pusilla* in Europa, Nordamerika und Australien), *Pellia* (*P. epiphylla* in Europa, Nordamerika und Asien verbreitet). — Stämmchen thallös: *Pallavicinia* (*P. Lyellii* verbreitet), *Symphyogyna* (hauptsächlich in den Tropen), *Metzgeria* (Abb. 206, Fig. 2; in Europa verbreitet: *M. furcata* und *conjugata*), *Riccardia* (verbreitet: *R. pinguis*, *R. multifida*, *R. sinuata*), *Hymenophyllum* (z. B. *H. flabellatum* [Abb. 208] in Australien).

2. Ordnung. **Marchantiales**.

Vegetationsorgane stets thallusartig (Frons), mit Ventralschuppen auf der Unterseite, vielfach anatomisch reich gegliedert (oben Assimilationsgewebe, unten Speichergewebe; im Assimilationsgewebe oft Luftkammern, in die eigene Assimilatoren hineinragen, vgl. Abb. 204)⁴¹⁾, an der Oberseite mit Atemöffnungen; Rhizoiden

⁴⁰⁾ Vgl. speziell: Goebel K. in Flora, 1893 u. 1907. — Porsild M. P., Zur Entwicklungsgeschichte d. Gttg. *Riella*. Flora, 1903. — Campbell D. H., Notes on *Sphaerocarpus*. Erythea, IV., 1896. — Douin J., Le *Sphaerocarpus terrestris*. Rev. bryol., XXX., 1903 u. Les Sphaeroc. Franc., I. c., XXXIV., 1907. — Cavers F., The inter-relat. of the Bryoph. New Phytol., 1911. — Die Unterfamilie weicht von der zweiten stark ab und verdient eine selbständigere Stellung.

⁴¹⁾ Vgl. Voigt W. E., Beitr. z. vergl. Anat. d. March. Bot. Zeitg., 1879.

wenigstens zum Teile mit zapfenartigen Membranverdickungen. Geschlechtsorgane meist (Ausnahmen: *Corsinieae*, *Targionieae*, *Ricciaceae*) auf eigenen, oft gestielten Trägern; Sporogon sitzend oder kurz gestielt. Wand der Kapsel durch Zerfall, durch Ringspalt oder mit Zähnen sich öffnend. In der Kapsel nur Sporen oder überdies noch Elateren oder sonstige sterile Zellen. Kapselwand einschichtig.

1. Familie. *Marchantiaceae*. Frons zumeist an der Oberseite mit kompliziert gebauten Atemöffnungen, oft gefeldert erscheinend. Geschlechtsorgane zumeist auf besonders gestalteten, gestielten Fronsabschnitten. Das Sporogon durchbricht die Calyptra bei der Reife und springt mit Ringspalt,

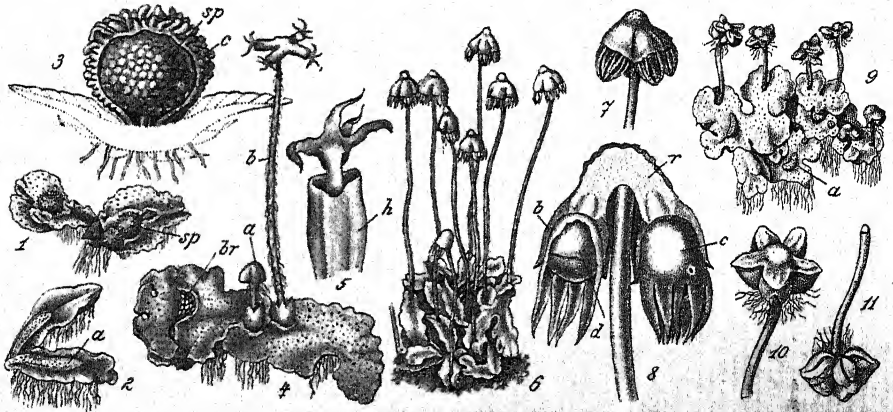


Abb. 209. *Marchantiaceae*. — Fig. 1–3. *Corsinia marchantioides*. Fig. 1 weibliche Pflanze mit Sporogonen (sp); 2 männliche Pflanze mit Antheridienständen (a), 2fach vergr.; 3 Querschnitt durch die Frons mit Sporogon (sp), c Calyptra, stärker vergr. — Fig. 4. *Lunularia cruciata* mit einem reifen (b) und einem unreifen (a) Sporogonträger und Brutbecher (br), nat. Gr. — Fig. 5. Sporogon mit Hülle davon. — Fig. 6. *Hyperantron tenellum*, nat. Gr.; Fig. 7 Sporogonträger davon, vergr.; Fig. 8 derselbe im Längsschnitte, r Träger, b und c Hüllen, d Kapsel. — Fig. 9. *Reboulia hemisphaerica* mit Sporogonträgern und Antheridienständen (a), nat. Gr.; Fig. 10 u. 11 Sporogonträger davon, vergr. — Nach Bischoff.

unregelmäßigen Zähnen oder 4 bis 8 Klappen auf. Neben den Sporen im Innern der Kapsel Elateren oder sterile Zellen.

Infolge der thallösen Beschaffenheit der Vegetationsorgane relativ einfach aussehende Pflanzen, zweifellos aber von hoher Organisation. Dafür, daß sie von beblätterten Formen abzuleiten sind, spricht das Vorkommen nach drei Richtungen ausgehender Blatttrudimente an den jungen Pflanzen und das sehr verbreitete Vorkommen rudimentärer Blätter an der erwachsenen Frons.

A. *Targionieae*. Sporogone einzeln an der Bauchseite gewöhnlicher Fronsrippen. In Süd- u. Westeuropa verbreitet: *Targionia hypophylla*. — B. *Corsinieae*. Sporogone auf der Oberseite der Frons. *Corsinia marchantioides* (Südeuropa, Canaren, Madeira) (Abb. 209, Fig. 1–3), *Funicularia* (Brasilien). — C. *Marchantieae*. Archegonien und Sporogone auf meist gestielten Trägern (Carpoccephalum), deren Stiele bloße Fronswochungen oder Sprosse oder Sproßsysteme sind. — a. Antheridien akropetal entspringend: *Sauteria* (z. B. *S. alpina*, arktisch und alpin), *Peltolepis*, *Clevea*, *Reboulia* (z. B. *R. hemisphaerica*, Kosmopolit;

Abb. 209, Fig. 9), *Grimaldia* (z. B. *G. fragrans*, nördliche gemäßigte Zone), *Hypenanthron* (= *Fimbriaria*; Abb. 209, Fig. 6; in Europa *H. pilosum* verbreitet); bei den drei letzt-erwähnten Gattungen fällt der obere Teil der Kapselwand als Deckel oder stückweise ab. — b. Antheridien zentripetal entspringend: *Conocephalus* (= *Fegatella*), *Lunularia* (Abb. 209,

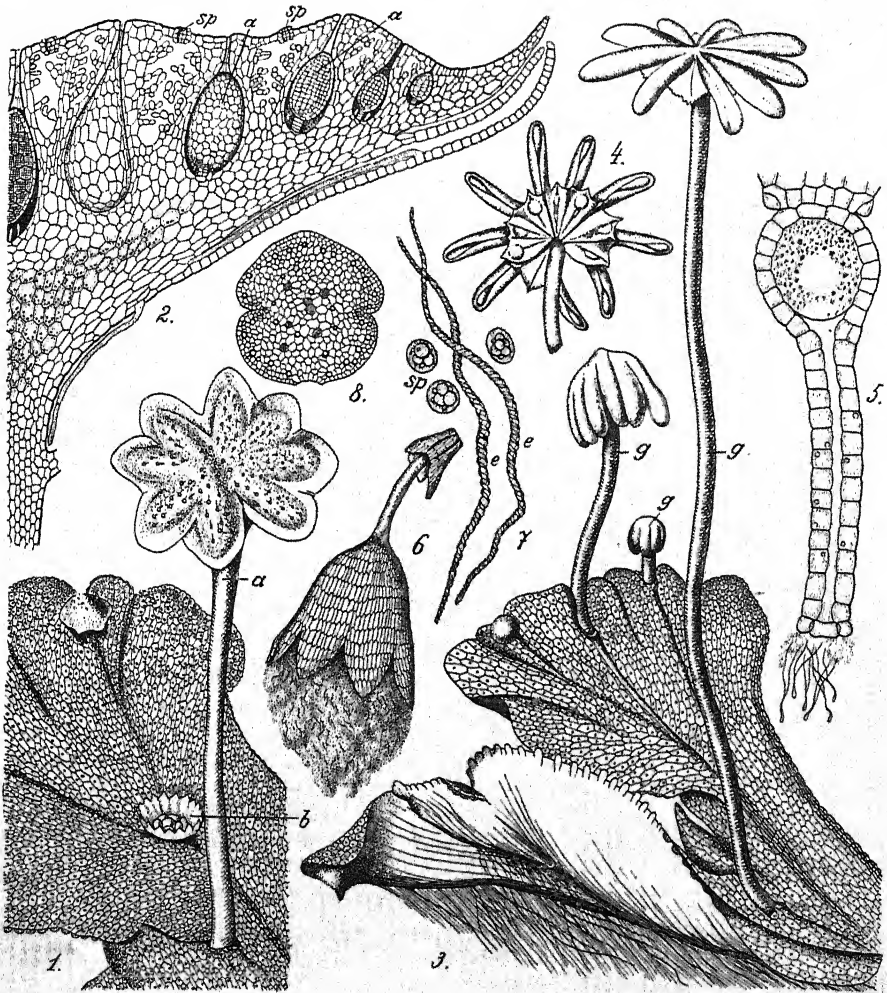


Abb. 210. *Marchantia polymorpha*. — Fig. 1. Fronsstück mit Antheridienträger (a) und Brutbecher (b), vergr. — Fig. 2. Längsschnitt durch ein Stück des Antheridienträgers, stärker vergr. a Antheridien, sp Spaltöffnungen. — Fig. 3. Fronsstück mit Archegonienträgern (g), vergr. — Fig. 4. Ein solcher Träger von unten. — Fig. 5. Archegonium im Momente der Befruchtung, stark vergr. — Fig. 6. Reifes Sporogon. — Fig. 7 Elateren (e) und Sporen (sp). — Fig. 8. Brutkörper. — Fig. 7 und 8 stark vergr. — Nach Kny.

Fig. 4). *Chomiocarpon* (= *Preissia*), *Marchantia*, *Dumortiera*. Verbreitete Arten: *Con. comicus* (nördliche gemäßigte Zone), *Lunularia cruciata* (Südeuropa, in Mittel- und Nord-europa eingeschleppt), *Chom. quadratum* (nördliche gemäßigte Zone), *M. polymorpha* Kosmo-polit (Abb. 210).

2. Familie. *Ricciaceae*. Frons thallusartig, mit sehr einfachen oder ohne Atemöffnungen. Geschlechtsorgane zuerst an der Oberfläche angelegt, bald in das Gewebe der Frons versenkt. Sporogon stiellos, versenkt bleibend, im reifen Zustande sich nicht regelmäßig öffnend. Elateren fehlen.

Riccia (Abb. 211, Fig. 1, 3–7). Artenreiche Gattung; in Europa am häufigsten: *R. ciliata*, *R. glauca* (beide auch in Nordamerika), *R. crystallina* (Kosmopolit), *R. canaliculata* (die sterile Wasserform dazu als *R. fluitans* bekannt). — *Ricciocarpus natans* (dazu als Landform die frühere „*Riccia lutescens*“), schwimmend, Kosmopolit (Abb. 211, Fig. 2).

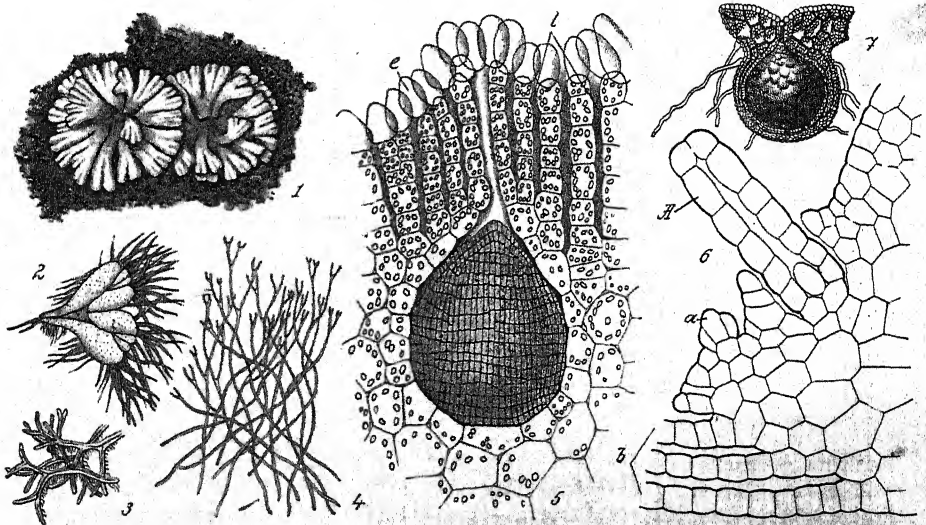


Abb. 211. *Ricciaceae*. — Fig. 1. *Riccia Michellii*, nat. Gr. — Fig. 2. *Ricciocarpus natans*, etwas vergr. — Fig. 3. *Riccia canaliculata*, nat. Gr. — Fig. 4. *R. fluitans*, Wasserform der vorigen, nat. Gr. — Fig. 5. Reifes Antheridium von *R. glauca* im Innern der Frons, e Epidermis, l Lufträume, 160fach vergr. — Fig. 6. Längsschnitt durch den Sproßscheitel von *R. ciliata*, 300fach vergr., a Archegoniumanlage, links darunter die Scheitelzelle, A Archegonium, b Blattrudimente. — Fig. 7. Querschnitt durch die Frons von *R. canaliculata* mit Sporogon, vergr. — Fig. 1 u. 4 Original, 2, 3, 7 nach Bischoff, 5 u. 6 nach Kny.

3. Ordnung. *Anthocerotales*.

Vegetationskörper vollständig thallös und blattlos. Zellen häufig mit je einem Chlorophyllkörper. Unterseite und Oberseite mit Spaltöffnungen und Schleimspalten. Antheridien meist in Höhlungen, Archegonien eingesenkt. Sporogon walzenförmig, fast stiellos, aber mit kräftigem Fuße in der Frons befestigt, mit langandauerndem Wachstum am Grunde, meist mit zentralem, sterilem Gewebe (Columella) und mit zweiklappig sich öffnender, anfangs chlorophyllhaltiger und Spaltöffnungen aufweisender Wand. Zwischen den Sporen sterile Zellen („Elateren“ oder „Nährzellen“) (Abb. 212).

Im Baue des Gametophyten zeigt sich bei den *Anthocerotales* eine sehr weitgehende Vereinfachung, im Baue der Sporophyten dagegen eine ausgesprochen höhere Organisation. Da beides die Gesamtentwicklung der Archegoniaten überhaupt charakterisiert, können

die *Anthocerotales* als eine phylogenetisch relativ hochstehende Bryophytengruppe betrachtet werden.

Einzige Familie: *Anthocerotaceae*.⁴²⁾

Notothylas (Abb. 212, Fig. 8). Sporogon sehr kurz, kaum aus der Hülle hervortretend, *Columella* bisweilen fehlend: *N. valvata* in Nordamerika, vereinzelt auch in Europa. —

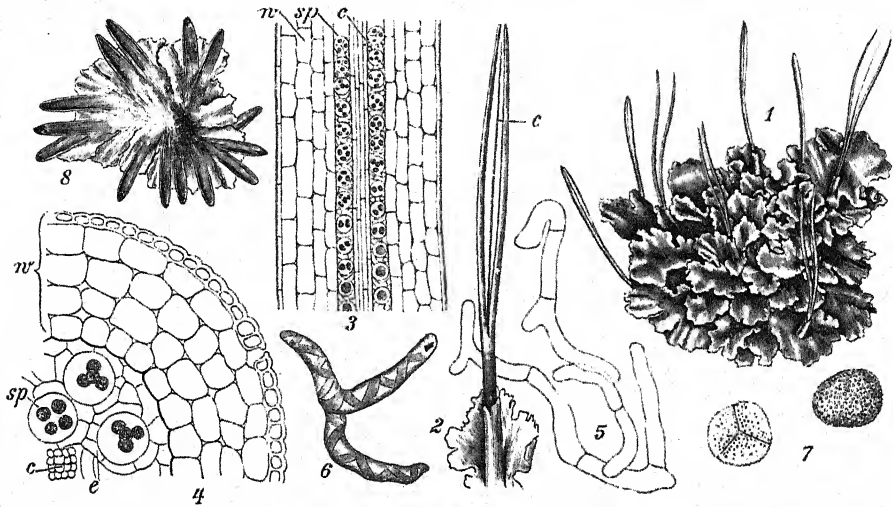


Abb. 212. *Anthocerotales*. — Fig. 1. *Anthoceros laevis* mit reifen Sporogonen; nat. Gr. — Fig. 2. Sporogon von *A. gracilis*, etwas vergr., *c* *Columella*. — Fig. 3. Halbschematischer Längsschnitt durch das halbreife Sporogon von *A. laevis*, *w* Wand, *sp* sporenbildendes Gewebe, *c* *Columella*. — Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch ein halbreifes Sporogon von *A. laevis*. Bezeichnungen wie bei 3, *e* sterile Zellen. — Fig. 5. Sterile Zellen aus dem Sporogon von *A. laevis*. — Fig. 6. Elateren von *A. gracilis*. — Fig. 7. Sporen von *A. laevis*. — Fig. 3–7 stark vergr. — Fig. 8. *Notothylas valvata* mit Sporogonen; etwas vergr. — Fig. 1, 3–5, 7, 8 Original, 2 u. 6 nach Reichardt.

Anthoceros (Abb. 212, Fig. 1–7). Sporogon stark verlängert, *Columella* stets vorhanden: *A. laevis* und *A. punctatus*, fast kosmopolitisch. — *Dendroceros* tropisch.

2. Unterabteilung. Pteridophyta. Farnpflanzen (Leitbündelkryptogamen).

Deutlicher antithetischer Generationswechsel. Auf den die sexuellen Fortpflanzungsorgane tragenden Gametophyten folgt der die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane erzeugende Sporophyt. In bezug auf Größe, Mannigfaltigkeit der Gestalt und des anatomischen Baues tritt der Gametophyt stets hinter dem Sporophyten zurück.

Der Gametophyt ist das aus der Spore entstehende Prothallium (Vorkeim), welches knollen- oder flächenförmig, nur selten fadenförmig ist, selbständig assimiliert und dann Chlorophyll enthält oder aber chlorophyllos

⁴²⁾ Vgl. speziell: Campbell D. H., Stud. of some Jav. Anthoc. I u. II u. Suppl. Ann. of Bot., XXI, 1907; XXII, 1908.

ist und entweder von den in den Sporen aufgespeicherten Reservestoffen oder durch Vermittlung von in seinen Geweben lebenden Pilzmycelien sich ernährt. Gliederung in Blatt und Stamm ist am Gametophyten nie durchgeführt, rudimentäre Blattgebilde sind dagegen nachweisbar (vgl. Abb. 180, Fig. 5b und Abb. 243). Der Aufbau des Gametophyten geht anfänglich auf eine Scheitelzelle, später auf ein Meristem zurück. An den dem Substrate zugewendeten Teilen bildet das Prothallium Rhizoiden. Es trägt Antheridien und Archegonien.

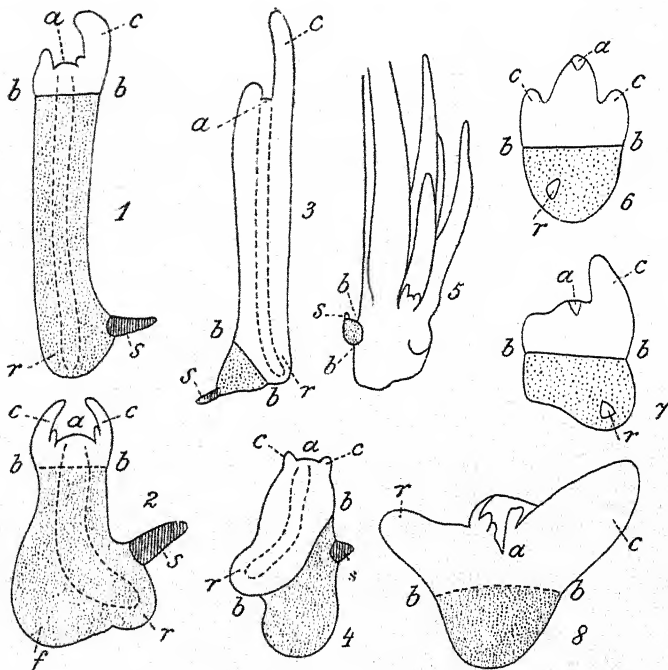


Abb. 213. Vergleichende Darstellung von Embryonen der Pteridophyten. — Fig. 1. *Selaginella selaginoides*. — Fig. 2. *S. Martensii*. — Fig. 3. *Lycopodium Selago*. — Fig. 4. *L. clavatum*. — Fig. 5. *L. cernuum*. — Fig. 6. *Equisetum*. — Fig. 7. *Adiantum*. — Fig. 8. *Isoetes*. — In allen Figuren ist die epibasale Region weiß gehalten, die hypobasale Region punktiert. bb Basalwand, a Sproßanlage, r Wurzelanlage, s Suspensor, c Cotyledo. — Schematisch. — Nach Bower.

Die Antheridien sind jenen der Bryophyten vergleichbar, aber stets einfacher; sie sind in das Prothallium eingesenkt oder ragen nur wenig über dasselbe hervor, lassen periphere Wandzellen (im einfachsten Falle nur eine) und einen zentralen Zellkomplex, in welchem Spermatozoiden gebildet werden, unterscheiden. Spermatozoiden mit zwei (biciliat) oder mehr Wimpern (polyciliat). Archegonien mit dem Baucheile in das Prothallium eingesenkt, mit mehr oder minder hervortretendem Halse. Sie sind jenen der Bryophyten ähnlich, aber einfacher gebaut, was in dem Ausfalle einer scharf abgrenz-

baren Bauchwand und in der allmählichen Reduktion der Halskanalzellen bis auf eine zum Ausdruck kommt.

Die befruchtete Eizelle des Archegoniums liefert einen Embryo, der zum Sporophyten wird. Bei den *Lycopodiinae* entsteht ein Embryoträger (Suspensor), der den jungen Embryo in das Prothallium versenkt. Die erste in der befruchteten Eizelle auftretende (verschieden orientierte) Wand heißt „Basalwand“ (Abb. 213bb). Durch sie wird die Embryoanlage in die „epibasale“ und in die „hypobasale“ Hälfte geteilt, die sich in bezug auf die Anlagen der einzelnen Organe verschieden verhalten (vgl. Abb. 213). Der Embryo zeigt bald eine Gliederung in die Sproßanlage (*a*), in die Anlage der primären Wurzel (*r*) und in den Fuß, ein Saugorgan, das die Ernährung des Embryo aus den Geweben des Gametophyten vermittelt. Als Cotyledonen (*c*) werden die frühzeitig neben der Sproßanlage auftretenden ersten Blätter bezeichnet, die häufig von den späteren Blättern abweichen. Bei den meisten Pteridophyten findet sich 1 Cotyledon, bei vielen Lycopodiinen 2, die aber auch nicht immer gleichzeitig entstehen. Der Ort der Anlage aller dieser Organe ist stark durch die Stellung des Archegoniums auf dem Prothallium bedingt. Der Sporophyt wird zur selbständigen Pflanze. Der Aufbau des Sporophyten und seiner Teile geht zumeist auf die Tätigkeit einer Scheitelzelle zurück, daneben treten, besonders bei den höher organisierten Formen, schon Meristeme auf. Die Gliederung in Blatt, Stamm und Wurzel ist am Sporophyten (mit Ausnahme der *Psilophytinae*) stets durchgeführt; die Gliederung des oberirdischen Teiles in Blatt und Stamm ist bei den einfachsten Formen noch keine sehr scharfe, nimmt aber an Deutlichkeit der Ausprägung immer mehr zu. Im anatomischen Bau fällt insbesondere bei einem Vergleiche mit den Bryophyten die der geregelten Stoffleitung entsprechende Ausgestaltung der Leitbündel auf. Die Leitbündel bestehen aus wasserleitenden Elementen (Hadrom), es sind dies in der Regel Tracheiden mit Tüpfeln, ring- oder schraubenförmigen Membranverdickungen, nur selten Gefäße; sie bestehen ferner aus Assimilate leitenden Elementen (Leptom) und aus Kohlehydrate speichernden Zellen (Amylom). Die Teile der Leitbündel, welche die Hadromelemente enthalten, sind zumeist von jenen, welche die Leptomelemente führen, geschieden; erstere bilden das Xylem, letztere das Phloëm. Die Leitbündel sind zumeist „geschlossen“ (ohne Cambium), seltener „offen“ (mit Cambium). In der Regel werden die Leitbündel von mechanischen Elementen begleitet⁴³⁾.

Die konstante Ausbildung von Leitbündeln läßt in den Achsenorganen der Pteridophyten 3 Gewebesysteme unterscheiden, nämlich die Oberhaut, die Rinde und die Stele (oder den Zentralzylinder). Letztere ist histologisch nach außen durch die Endodermis abgegrenzt. Es gibt Organe mit einer Stele (Monostelie), die aber wieder ein oder mehrere Leitbündel enthalten kann, ferner Organe mit mehreren Stelen (Meristelie), wobei auch

⁴³⁾ Über die bemerkenswerte Fortentwicklung des Spaltöffnungsapparates vgl. Porsch O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, 1905.

wieder jede Stele ein oder mehrere Leitbündel enthalten kann⁴⁴⁾ (vgl. Abb. 214).

Die als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane fungierenden Sporen entstehen in Sporangien, welche zumeist auf den Blättern des Sporophyten oder wenigstens in Verbindung mit solchen auftreten; differenzieren

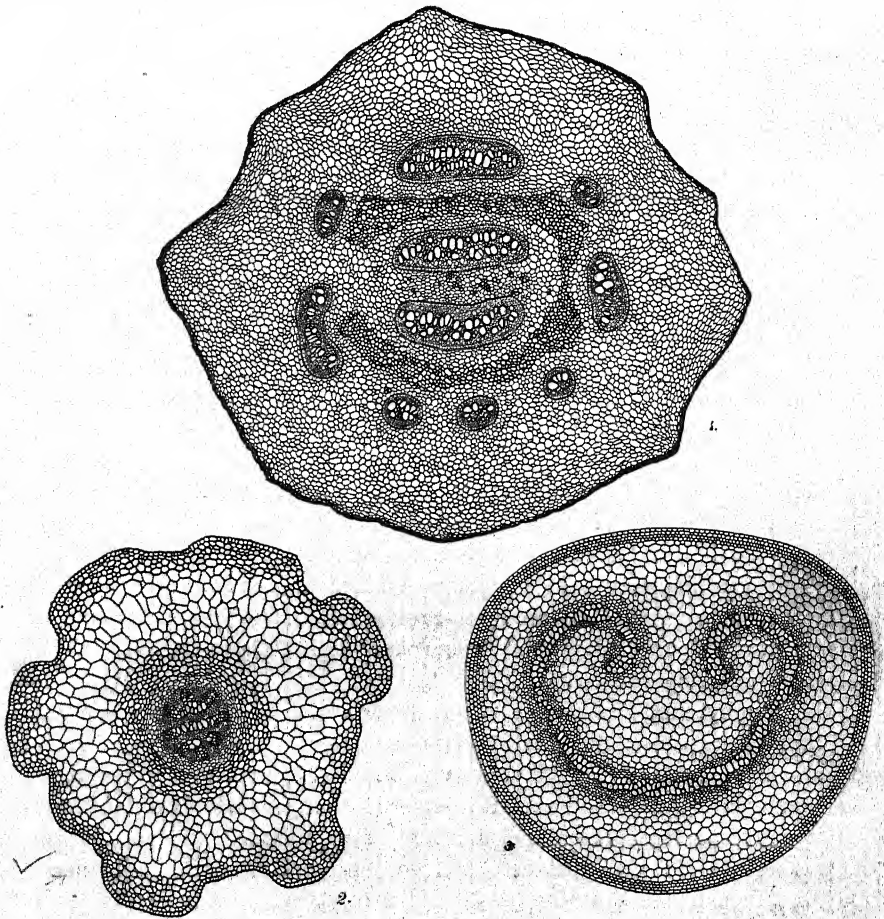


Abb. 214. Querschnitte durch Stämme und Blattstiele von Pteridophyten mit Leitbündeln. — Fig. 1. Stamm von *Pteridium aquilinum* (Meristelle). — Fig. 2. Stamm von *Lycopodium clavatum* (Monostelle). — Fig. 3. Blattstiel von *Osmunda regalis* (Monostelle). — Stark vergr. — Fig. 1 u. 2 Original, 3 nach Link.

sich die Sporangien tragenden Teile zu eigenen Organen, so daß die Sporangien nicht direkt aus Blättern oder Teilen von solchen entspringen, so nennt man sie

⁴⁴⁾ Vgl. Schoute J. C., Die Stelaertheorie. Groningen 1902. — Meyer F. J., Bau u. Ontog. d. Wasserleitungsbahnen usw. der Pteridophyt. usw. Progr. rei bot. V., Bd. 1917 mit reichen Literaturnachweisen.

Sporangienträger (Sporangiophoren). Die Blätter fungieren entweder zugleich als vegetative (assimilierende) und als sporangientragende Organe (Trophosporophylle) oder es findet sich eine Gliederung in assimilierende Blätter und solche, welche Sporangien tragen (Trophophylle und Sporophylle). Nicht selten finden sich die Sporophylle auf eigenen Sproßteilen gehäuft: Sporophyllstände. Diese Sporophyllstände nähern sich morphologisch den Blüten der Anthophyten in jenen Fällen, in welchen an den Sporangien ein sexueller Dimorphismus auftritt (z. B. *Selaginellaceae*). Die Sporangien gehen entweder aus größeren Gewebeabschnitten hervor (eusporangiate Pteridophyten) oder aus einer einzelnen Epidermiszelle (leptosporangiate Pteridophyten). Die Anlagen lassen frühzeitig die Wand und das hypodermale Archospor erkennen; überdies tritt stets ein Tapetum auf, welches entweder aus dem inneren Teile der Wand oder aus dem peripheren Teile des Archospors hervorgeht. Die Tapetumzellen werden vor der Sporenreife aufgelöst. Die Sporen entstehen zu vier in den Zellen des sporogenen Gewebes.

Die Sporen sind durchwegs von gleicher Beschaffenheit und Größe (isospore Pteridophyten) oder sie gehören zwei verschiedenen Kategorien an (heterospore Pteridophyten). Letztere Verschiedenheit hängt mit einem sexuellen Dimorphismus der aus den Sporen hervorgehenden Prothallien zusammen. Die eine Kategorie von Sporen liefert nämlich nur männliche Prothallien; sie sind von geringer Größe (Mikrosporen) und entstehen in großer Zahl in den Sporangien (Mikrosporangien). Die zweite Kategorie von Sporen ist durch ihre Größe ausgezeichnet (Makrosporen), sie entstehen in kleinerer Zahl, manchmal einzeln, in den Makrosporangien und liefern ausschließlich weibliche Prothallien. Die Sporen weisen eine zweischichtige Wand (Intine und Exine) auf, der äußeren Schicht sind oft Skulpturen aufgelagert (Perine).

Gametophyt und Sporophyt unterscheiden sich auch cytologisch durch die Chromosomenzahl; diese ist in den Kernen des Gametophyten halb so groß als in jenen des Sporophyten (vgl. Abb. 161), weshalb auch hier die Bezeichnungen x-Generation und 2x-Generation angewendet werden können. Eine bemerkenswerte Ausnahme machen apogame oder apospore Formen, bei welchen beide Generationen gleiche Chromosomenzahl aufweisen⁴⁵). Dabei kann auch der Gametophyt diploid sein, wenn er aus Sporen hervorgegangen ist, bei deren Bildung die Reduktionsteilung unterblieb oder wenn er aus diploiden Teilen des Sporophyten entstanden ist.

Die Phylogenie der Pteridophyten⁴⁶) ist in den letzten Jahrzehnten viel diskutiert worden. Dazu trug nicht bloß die Wichtigkeit des Gegenstandes bei — handelt es sich

⁴⁵) Vgl. die Zitate auf S. 364.

⁴⁶) Über die Phylogenie und die damit zusammenhängende Systematik der Pteridophyten vgl. von neueren Arbeiten: Jeffrey E. C., Struct. and developm. of stem in Pteridoph. and Gymn. Transact. Roy. Phil. Soc., 195., 1902. — Scott D. H., The old wood and the new. New Phytol., 1902. — Lignier O., *Equiset. et Sphenophyll.* Leur orig. filic. comm. Bull. d. l. soc. Linn. de Norm., 5. sér., tom. 7., 1903; Ess. s. l'évol. morph. d. règne

doch dabei im wesentlichen um die Entwicklung der ganzen höher organisierten Pflanzen — sondern vor allem der Umstand, daß für keine andere Pflanzengruppe die Paläontologie so reiches und interessantes Material lieferte.

Die auf S. 261—271 dargelegten Homologien zwischen den Bryophyten und den Pteridophyten, der auf S. 277 und 278 gemachte Versuch, die Veränderungen der als homolog erkannten Organe ökologisch zu verstehen, legen den Gedanken nahe, daß genetische Beziehungen zwischen den Pteridophyten und dem Typus der Bryophyten bestehen. Daneben muß allerdings die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, die primitivsten Pteridophyten direkt auf thallophytische Pflanzen zurückzuführen und die Bryophyten als eine diesen eventuellen Zwischenformen analoge Entwicklungsreihe aufzufassen.

Zur Entscheidung der Frage muß vor allem klargestellt werden, wie die primitivsten Pteridophyten beschaffen gewesen sein dürften.

Überblicken wir die Hauptmasse der heute lebenden Pteridophyten, so bekommen wir den sicheren Eindruck, daß das den ganzen Habitus bestimmende Merkmal der Beblätterung zunächst auf zwei ganz verschiedenen Wegen entstanden ist: einerseits durch Ausgliederung von assimilierenden Emergenzen an der ganzen Oberfläche des assimilierenden Stammes, andererseits durch Umprägung ganzer Stammäste in abgeflachte Assimilationsorgane. Der erstere Blatttypus (das „Lycoblatt“) charakterisiert die Klasse der *Lycopodiinae* („mikrophylle“ Pteridophyten), der zweiterwähnte (das „Filicoblatt“) die *Filicinae* („megaphylle“ Pteridophyten). Der Mangel jedweden Überganges zwischen diesen zwei Typen spricht für deren getrennten Ursprung. Von den anderen größeren Klassen erscheinen die *Equisetinae* von wieder anderem Grundbaue, wenn auch die Art der Beblätterung sich den *Filicinae* anzuschließen scheint.⁴⁷⁾

Die übrigen Klassen der Pteridophyten bieten, da es sich durchwegs um isolierte Relikttypen handelt, gewisse Schwierigkeiten der Aufdeckung genetischer Beziehungen, doch scheinen hier keine grundsätzlich verschiedenen Typen vorzuliegen.

végét. C. rend., 37., Sess. Ass. fr. Av. Sc., 1908. — Campbell D. H., The struct. and developm. of Moss. and Ferns, 2. ed., 1905. — Worsdell W. C., The princ. of morphol. II. The New Phytol., IV., 1905. — Tansley A. G., Lect. on the evol. of the filicinean vasc. syst. New Phytol., 1907/8. — Bower F. O., The origin of a Land Flora, 1908. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II. Bd., 1909. — Janchen E., Neuere Vorst. üb. d. Phylog. d. Pterid. Mitt. natur. Ver. Univ. Wien, IX., 1911. — Fritsch F. E., The Algal ancestry of the high. pl. New Phytol., XV., 1916. — Scott D. H., Studies in foss. Bot., 2. ed., vol. II., 1909; 3. ed. vol. I., 1920. — Schaeede R., Embryol. Unters. zur Stammesgesch. Beitr. z. Biol. d. Pfl., XIV., 1920. — Arber E. A. N., Devonian floras. A study of the origin of Cormoph., 1921. — Bugnon P., L'origine phylog. d. pl. vasc. d'après Lignier etc. Bull. d. l. soc. Linn. d. Norm., 7. ser., t. IV., 1921. — Kidston R. and Lang W. H., On old red sandstone pl., part IV. Transact. Roy. Soc. Edinb., vol. LII., p. IV., 1921. — Horvat J., Die Bedeutg. d. Gametoph. f. d. Phylog. d. Filic. Glasn. d. kroat. naturw. Ges. Zagreb, XXXIII., 1921.

⁴⁷⁾ Die Erkenntnis der Existenz dieser drei Entwicklungsreihen und ihre paläontologische Bestätigung hat Scott dazu bestimmt, folgende genetische Zusammenstellung der Cormophyten mit Ausschluß der Bryophyten zu geben:

<i>Sphenopsida</i>	{	<i>Equisetales</i>
		<i>Pseudoborniales</i>
		<i>Sphenophyllales</i>
		<i>Psilotales</i>
<i>Lycopsida</i>		<i>Lycopodiales</i>
<i>Pteropsida</i>	{	<i>Filicales</i>
		<i>Pteridospermeae</i> — <i>Cycadofilices</i>
		<i>Gymnospermae</i>
		<i>Angiospermae</i> .

Die Beziehungen der *Cycadofilicinae* zu den *Filicinae* sind klar.

Versuchen wir es, bei Beachtung dieser verschiedenen Wege der Blattbildung eine Vorstellung von dem Aussehen der primitivsten Pteridophyten zu erlangen, so dürften dies Organismen mit noch nicht in Blatt und Stamm gegliederten assimilierenden Sprossen gewesen sein, die an diesen Sprossen die Sporangien trugen. Zu den wertvollsten Ergebnissen der Paläontologie gehört es, daß solche Organismen in den letzten Jahren in den devonischen *Psilophytinae* nicht nur nachgewiesen, sondern in ihren wesentlichsten Eigentümlichkeiten kargestellt wurden. Der Entwicklungsweg von diesen primitiven *Psilophytinae* zu den drei oben erwähnten Entwicklungsreihen der Pteridophyten ist bei Beachtung der zahlreichen bekannt gewordenen fossilen Pteridophyten in den Hauptzügen auffindbar.

Was nun die eventuellen Beziehungen dieser *Psilophytinae* zu niedriger organisierten Pflanzen anbelangt, so ist irgend eine klare Beziehung zu Thallophyten nicht zu finden. Abgesehen von den allgemein morphologischen Verschiedenheiten besteht kein Anhaltspunkt dafür, wie der Unterschied in Bezug auf die Generationswechselerhältnisse aufgeklärt werden soll; die *Psilophytinae* hatten zweifellos einen antithetischen Generationswechsel, die fossil erhaltenen Teile stellen den Sporophyten dar. Dagegen ist die Übereinstimmung mit dem Typus der Bryophyten eine sehr große, es braucht nur an den Sporophyten von *Anthoceros* erinnert zu werden, womit natürlich nicht eine Ableitung von *Anthoceros* angedeutet, sondern nur daran erinnert werden soll, daß bei diesem Bryophyten eine den *Psilophytinae* ähnliche Organisation heute noch existiert. Daß in den den devonischen Psilophyten vorangehenden Ablagerungen bisher keine sicheren Bryophyten⁴⁸⁾ gefunden wurden, beweist natürlich in Anbetracht der Schwierigkeit der fossilen Erhaltung derselben nichts im Sinne einer direkten Ableitung der Pteridophyten von Algen.

Der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang zwischen Pteridophyten und Anthophyten soll bei Besprechung der letzteren behandelt werden.

Die folgende systematische Anordnung enthält die Gruppen der Pteridophyten, die sich ohne zu weit gehende theoretische Konstruktion auf Grund der morphologischen Verhältnisse deutlich unterscheiden lassen. Nach dem Gesagten kann die Aufeinanderfolge der Klassen keine genetische sein; die mutmaßlichen Beziehungen der Klassen zu einander sind im Texte erwähnt. Mehr als sonst im System der Pflanzen konnte hier auf ganz ausgestorbene Gruppen Rücksicht genommen werden.

System der Pteridophyten:

I. Klasse: *Psilophytinae*.⁴⁹⁾

Spermatozoiden unbekannt. Stamm unbeblättert oder mit zahlreichen kleinen Blättern. Stamm daher nicht in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien an den Enden von Ästen.

II. Klasse: *Lycopodiinae*.

Spermatozoiden biciliat. Blätter im Verhältnisse zum Stamme klein, zahlreich. Stamm nicht in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien einfächerig, einzeln an oder über dem Blattgrunde. Sporophylle von den

⁴⁸⁾ Das von Halle als *Sporogonites* beschriebene sporangienähnliche Fossil aus dem Devon gehört vielleicht zu den *Psilophytinae*.

⁴⁹⁾ Der Name ist nicht glücklich gebildet, da er zur Vermutung verleitet, daß *Psilotum* hieher gehört; ebenso unglücklich ist der von Lignier gegebene Namen *Prolycopodiinae*.

Trophophyllen nicht oder wenig verschieden. Sporophyllstände meist deutlich abgegrenzt. Die Sporen verlassen vor der Keimung meist das Sporangium.

1. Ordnung: *Lycopodiales* (isospor).
2. Ordnung: *Selaginellales* (heterospor).
3. Ordnung: *Lepidodendrales* (heterospor).

III. Klasse: *Psilotinae*.

Spermatozoiden polyciliat. Blätter im Verhältnisse zum Stamme klein, zahlreich. Stamm nicht in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien mehrfächerig, am Grunde der Blätter. Sporophylle von den Trophophyllen deutlich verschieden. Sporophyllstände nicht deutlich abgegrenzt. Die Sporen verlassen vor der Keimung das Sporangium.

IV. Klasse: *Equisetinae*.

Spermatozoiden polyciliat. Blätter im Verhältnisse zum Stamme klein, zahlreich. Stamm in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien zu mehreren an den Blättern. Sporophylle von den Trophophyllen deutlich verschieden. Sporophyllstände deutlich abgegrenzt. Die Sporen verlassen vor der Keimung das Sporangium.

1. Ordnung: *Sphenophyllales*.
2. Ordnung: *Equisetales*.

V. Klasse: *Isoëtinae*.

Spermatozoiden polyciliat. Blätter im Verhältnisse zum Stamme groß, zahlreich. Stamm nicht in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien einzeln am Blattgrunde. Sporophylle von den Trophophyllen nicht deutlich verschieden. Sporophyllstände nicht abgegrenzt. Die Sporen verlassen vor der Keimung das Sporangium.

VI. Klasse: *Filicinae*.

Spermatozoiden polyciliat. Blätter im Verhältnisse zum Stamme groß. Stamm meist nicht in deutliche Internodien gegliedert. Sporangien zahlreich auf den Blättern. Sporophylle von den Trophophyllen verschieden oder mit ihnen gleich. Sporophyllstände fehlen. Die Sporen verlassen meist vor der Keimung das Sporangium.

I. Unterklasse: *Filicinae eusporangiatæ*.

1. Ordnung: *Ophioglossales*.
2. Ordnung: *Marattiales*.

II. Unterklasse: *Filicinae leptosporangiatæ*.

1. Ordnung: *Filicales* (isospor).
2. Ordnung: *Hydropteridales* (heterospor).

VII. Klasse. *Cycadofilicinae*.

Spermatozoiden unbekannt. Sterile Blätter im Verhältnisse zum Stamme groß. Stamm nicht in deutliche Internodien gegliedert. Heterospor. Mikrosporangien zahlreich auf den Blättern. Sporophylle den Trophophyllen gleich oder von ihnen verschieden. Sporophyllstände fehlen. Die Makrosporen verlassen bei der Keimung nicht das Sporangium („Samenanlagen“-Bildung).

I. Klasse. *Psilophytinae*⁵⁰).

Nur fossil aus dem Silur und Devon bekannt. Wurzeln bei einigen Formen gewiß fehlend. Sproß mit unterirdischem Rhizom, welches Rhizoiden trägt; im übrigen ungeteilt oder (zumeist) mit dichotomen Ästen, unbeblättert oder mit zahlreichen, relativ kleinen Blättern, welche keine Leitbündel führen. Im Sprosse eine zentrale Stele mit peripherem Phloëm. Sporangien zylindrisch, relativ groß, an den Enden der Äste, isospor (Abb. 215 *sp* u. 216).

Nachdem schon früher (1859) Dawson einen hierher gehörenden Organismus aus dem Silur und Devon unter dem Namen *Psilophyton* beschrieben hatte, wurde in neuerer Zeit durch Halle, insbesondere aber durch Kidston und Lang die ganze Gruppe in eingehender Weise geklärt. Sie umfaßt zweifellos die primitivsten bisher bekannt gewordenen Pteridophyten, bei denen zum Teil eine Differenzierung des Sporophyten in Blatt, Stamm und Wurzel noch gar nicht eingetreten ist, zum Teil sich eine an die *Lycopodiinae* erinnernde, primitive Beblätterung findet. Durch die relativ großen, an dem Ende des Sporophyten oder seiner Äste stehenden Sporangien weicht die Klasse von allen folgenden Klassen der Pteridophyten ab.

Die bisher bekannt gewordenen Formen lassen sich in zwei Familien trennen, wobei allerdings der Familienbegriff weiter gefaßt ist, als bei den rezenten Pflanzen.

1. Familie: *Rhyniaceae*. (Abb. 215, Fig. 2 und Abb. 216.) Beblätterung und Wurzelbildung fehlen. Assimilationsgewebe an der Oberfläche des oberirdischen Teiles des Sporophyten. Unterirdische Rhizome mit Rhizoiden. Spezielle Einrichtungen zum Öffnen der Sporangien fehlen anscheinend.

Hierher zählen die Gattungen *Rhynia* (*R. Gwynne-Vaughani* und *R. major*) und *Hornea* (*H. Lignieri*), von denen die letztere durch knollenförmige Rhizome und eine sterile Columella im Sporangium sich von der ersteren unterscheidet.

2. Familie: *Asteroxylaceae*. (Abb. 215, Fig. 1.) An den Sprossen des Sporophyten zahlreiche blattartige Emergenzen als Assimilationsorgane. Wurzeln vielleicht an den Rhizomen vorhanden. Am Ende des Sporangiums

⁵⁰) Dawson I. W., On fossil pl. fr. the Devon. rocks of Canada. Quart Journ. Geol. Soc., vol. 15, 1859; The foss. pl. of the Devon and Silur. form. of Canada. Geol. Surv. Canada, 1871. — Halle T. G., Lower Devon. pl. fr. Röragen. Handl. Sv. Vet.-Akad., vol. 57., 1916. — Kidston R. and Lang W. H., On old red sandstone plants. Part I. — IV. Transact. Roy. Soc. Edinb., vol. LI. u. LII., 1917—1921. — Arber E. A. N., Devonian floras, 1921.

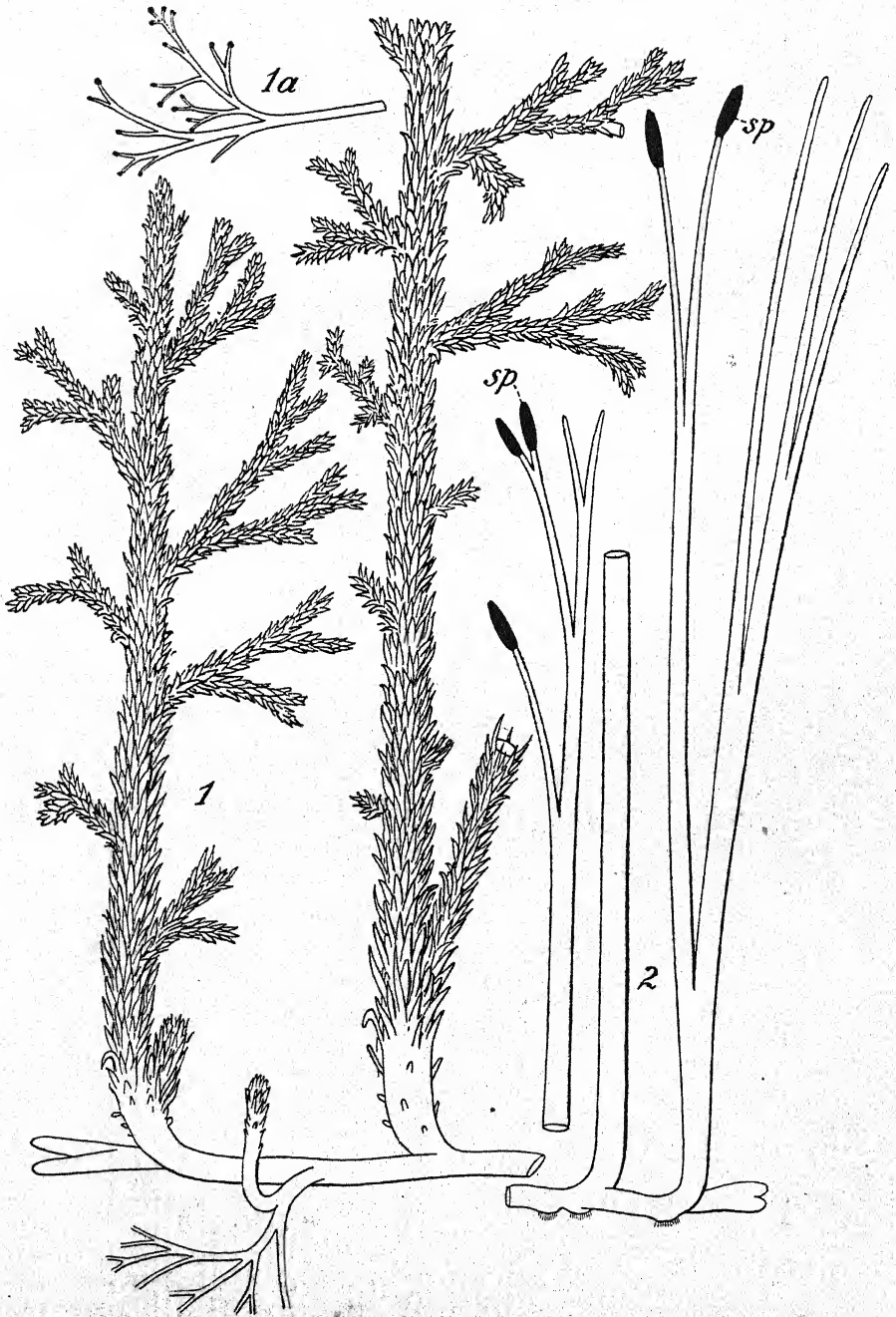


Abb. 215. Rekonstruktionen von *Psilophytinae*. — Fig. 1 u. 1a. *Asteroxylon Mackiei*. — Fig. 2. *Rhynia major*; sp Sporangium. — Nach Kidston und Lang.

Differenzierungen der Epidermis, die mit dem Öffnungsmechanismus im Zusammenhang stehen dürften.

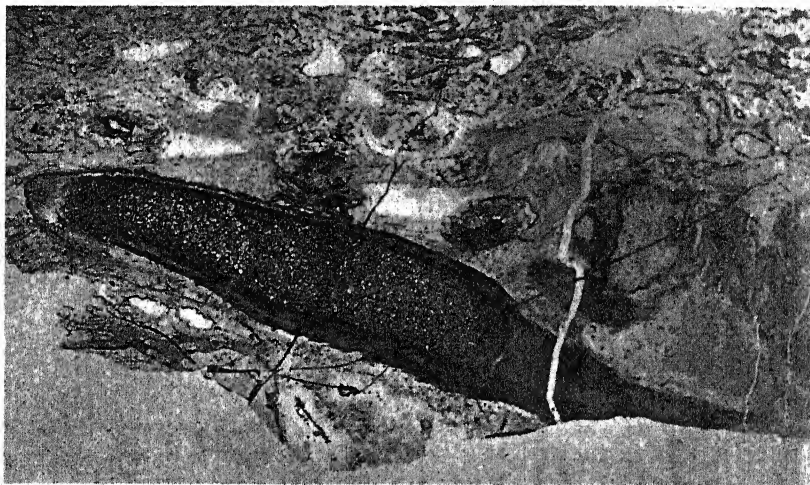


Abb. 216. Schliff durch ein Gesteinsstück mit einem Sporangium von *Rhynia Gwynne-Vaughani* im Längsschliffe. — 5fach vergr. — Nach Kidston und Lang.

Hierher *Asteroxylon* (*A. Mackiei*), *Psilophyton* und wahrscheinlich einige andere \pm bekannte Fossilien, wie *Arthrostigma*, *Ptilophyton* u. a. — In der Beblätterung sich den *Lycopodiinae* nähernd; in Bezug auf die Morphologie des Sporangiums nicht so gut bekannt wie Familie 1.

II. Klasse. *Lycopodiinae*, Bärlappe im weiteren Sinne.

Charakteristik siehe S. 324.

1. Ordnung. *Lycopodiales*.

Isospor. Prothallien groß und vielfach relativ reich gegliedert, stets die Spore verlassend. Blätter ohne Ligula. Stamm ohne Dickenwachstum.

Einzige Familie: *Lycopodiaceae*⁵¹⁾, Bärlappe. (Abb. 217—222.)

⁵¹⁾ Spring A., Monographie de la famille des Lycopodiacees. Mem. de l'Acad. roy. Belg., 1841 u. 1848. — Treub M., Etudes sur les Lycopodiacees. Ann. du Jard. bot. de Buitenz., 1884 bis 1890. — Bower F. O., On the development and morpholog. of *Phylloglossum Drummondii*. Transact. Roy. Phil. Soc. London, 1885. — Goebel K., Über Prothallien und Keimpflanzen von *Lycop. imundatum*. Bot. Ztg., 1887. — Baker J. G., Handbook of the fern-allies. London 1887. — Erikson J., Bidr. till känned. in Lycopodineblad. Anat. Arb. d. bot. Inst. Lund, 1892. — Bower F. O., Studies of the morphol. and developm. of spore produc. members. Transact. Roy. Phil. Soc. London, vol. 185, 1894. — Bruchmann H., Über die Prothallien und Keimpflanzen mehrerer europäischer *Lycopodium*-Arten. Gotha 1898; Das Prothall. v. *Lycop. compl.* Bot. Ztg., 1908; Von d. Chemotax. d. *Lycopod.*-Spermatoz. Flora, 1909. — Linsbauer L., Vgl. Anat. einiger tropischer *Lycopodium*-Arten. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, 1898. — Lang W. H., The Prothallus of *Lycop. clav.* Ann. of Bot., XIII, 1899. — Pritzel in Engler u. Prantl, Nat.

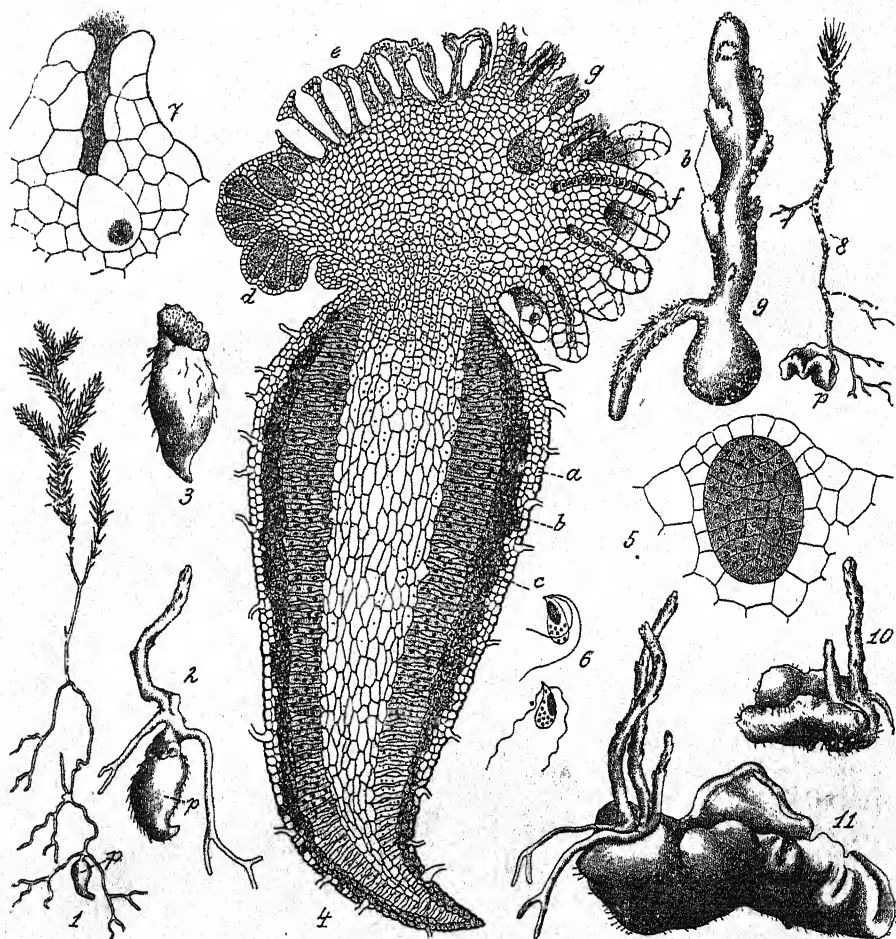


Abb. 217. Prothallien von Lycopodiaceen. — Fig. 1. *Lycopodium complanatum*, Prothallium (*p*) und junger Sporophyt; nat. Gr. — Fig. 2 u. 3. Prothallien von *L. complanatum*; etwas vergr. — Fig. 4. Längsschnitt durch ein solches; 50fach vergr.; *a*—*c* Gewebeschichten (davon *b* die Pilzschichte), *d* noch nicht entleerte, *e* entleerte Antheridien, *f* Archegonien, bei *g* ein Embryo. — Fig. 5. Antheridium von *L. clavatum*; 150fach vergr. — Fig. 6. Spermatozoiden von *L. clavatum*; 550fach vergr. — Fig. 7. Reifes Archegonium von *L. clavatum*; 150fach vergr. — Fig. 8. *L. clavatum*, junger Sporophyt mit Prothallium *p*; nat. Gr. — Fig. 9. Junger Sporophyt derselben Art (Protokorm) mit den ersten Blattanlagen (*b*) und einer Wurzelanlage. — Fig. 10. Prothallium von *L. clavatum*; etwas vergr. — Fig. 11. Prothallium von *L. annotinum*; etwas vergr. — Nach Bruchmann.

Pflanzenfam., I., 4. Abt., 1900. — Thomas A. P. W., On the Proth. of *Phylloglossum*. Proc. Roy. Soc. Lond., tom. LXIV., 1902. — Jones C. E., The morphol. and anat. of the gen. *Lycop.* Transact. Linn. Soc., 2. ser., VII., 1905. — Saxelby E. M., The origin of roots in *Lycop.* *Selago*. Ann. of Bot., XXII., 1908. — Hill J. B., The anat. of epiph. spec. of *Lycop.* Bot. Gaz., LVIII., 1914. — Edgerley K. V., The Proth. of New Zeal. *Lycop.* Transact. N. Zeal. Inst., XLVII., 1914. — Sampson K., The morphol. of *Phyllogl.* Ann. of Bot., XXX., 1916. — Chamberlain C. J., Prot. and sporel. of New Zeal. *Lycop.* Bot. Gaz., LXIII., 1917; — Spessart E. A., Prot. of *Lycop.* in Amer. Bot. Gaz., LVIII., 1917.

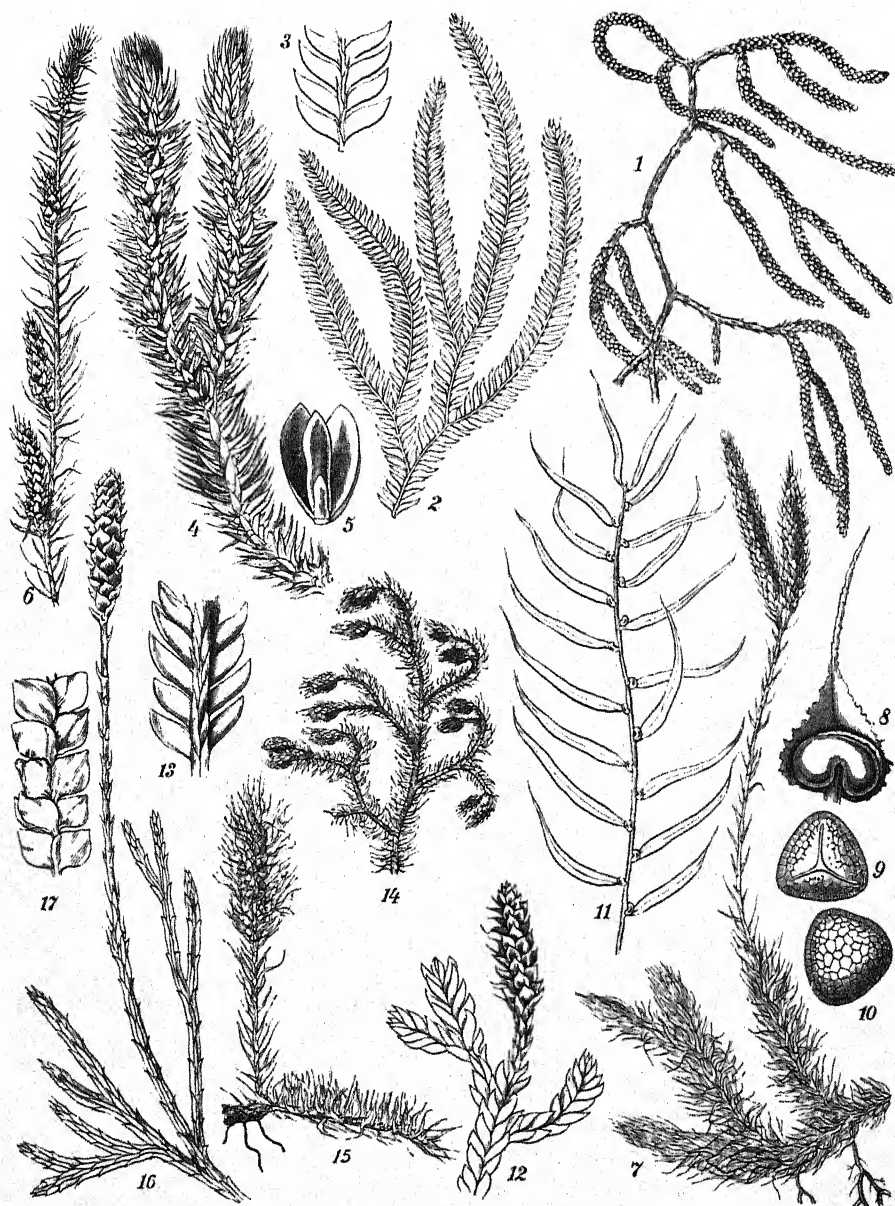


Abb. 218. *Lycopodium*-Arten. — Fig. 1 bis 3. *L. volubile*. Fig. 1 fertiler, Fig. 2 steriler Sproß in nat. Gr.; Fig. 3 Stück des letzteren, von der Oberseite betrachtet, vergr. — Fig. 4. *L. Selago*; nat. Gr. — Fig. 5. Brutknospe desselben, etwas vergr. — Fig. 6. *L. laterale*; nat. Gr. — Fig. 7 bis 10. *L. clavatum*. Fig. 7 Sproß mit Sporophyllständen in nat. Gr.; Fig. 8 Oberseite eines Sporophylls, etwas vergr.; Fig. 9 u. 10. Sporen, vergr. — Fig. 11. *L. taxifolium*; nat. Gr. — Fig. 12. *L. scariosum*. — Fig. 13. Sproßstück desselben, Unterseite; etwas vergr. — Fig. 14. *L. cernuum*; nat. Gr. — Fig. 15. *L. inundatum*; nat. Gr. — Fig. 16. *L. complanatum*; nat. Gr. — Fig. 17. Sproßstück von *L. pachyphyllum*; etwas vergr. — Original.

Prothallien von mannigfacher Gestalt, rübenförmig, walzenförmig und dabei verzweigt und mit knollenförmigen Anschwellungen oder unregelmäßig knollenförmig, seltener (Hemmungsbildungen) fast fadenförmig, saprophytisch lebend und chlorophyllos oder besonders im oberen Teile chlorophyllführend, oft mit Gliederung in einen basalen vegetativen und einen apikalen, die Geschlechtsorgane tragenden Teil, stets mit endophytischem Mycelium, das bei der saprophytischen Ernährung eine Rolle spielt (Abb. 217, Fig. 4b). Antheridien und Archegonien bezüglich des Baues im wesentlichen mit den übrigen Pteridophyten übereinstimmend, letztere oft mit zahlreichen Halskanalzellen (doch auch Reduktion bis auf eine, z. B. bei *Lycopodium cernuum*).

Vegetative Vermehrung der Prothallien durch Brutkörper nicht selten. Bei der Entwicklung des Sporophyten entsteht zunächst aus der Eizelle durch eine Querwand eine dem Archegoniumhalse zugewendete, sich zumeist schlauchförmig verlängernde Zelle, der Embryoträger (Suspensor, vgl. Abb. 219) und eine zweite Zelle, die den Fuß, sowie den eigentlichen Keimling liefert. Bei Entwicklung des letzteren entsteht häufig zunächst ein knollenförmiger Körper (Protokorm), aus dem erst später Wurzeln und der beblätterte Sproß hervorgehen. Das Auftreten der ersten Wurzel erfolgt auffallend spät, was mit der lange währenden Ernährung durch das Prothallium im Zusammenhange stehen dürfte. Eine distinkte Scheitelzelle ist am Stammscheitel nicht immer zu finden, an ihre Stelle tritt zumeist ein Meristem. Stamm meist verlängert, gabelig verzweigt, mit zentraler Stele, deren Xyleme radial oder parallel gestellte Platten oder isolierte Tracheidengruppen bilden (Abb. 220); ohne sekundäres Dickenwachstum. Überdies finden sich im Stamme Blattbündel. Differenzierung des Sprosses in ein kriechendes Rhizom und in aufrechte Teile häufig. Wurzeln ohne Scheitelzelle, vorherrschend adventiv, gabelteilig. Blätter relativ klein, schuppen- oder nadelförmig, ungeteilt, mit einem ungeteilten Leitbündel, schraubig oder quirlig gestellt, bei plagiotropen Sprossen oft scheinbar zweizeilig oder von ungleicher Form und Größe (Abb. 218, Fig. 13 u. 17).

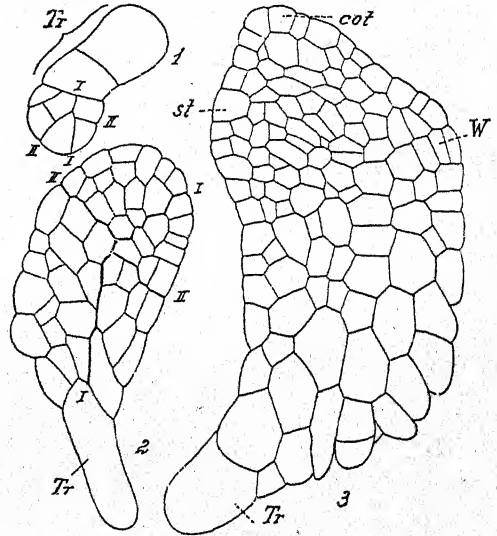


Abb. 219. Embryonen von *Lycopodium Phlegmaria* in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien; Tr Embryoträger, I erste, II zweite Teilungswand des eigentlichen Embryo, W Wurzel, st Sproß, cot Cotyledonanlage; Fig. 1 315fach, Fig. 2 und 3 235fach vergr. — Nach Treub.

Sporophylle von den Trophophyllen nicht wesentlich verschieden, oft breiter und kürzer, entweder in der Anordnung keine scharfe Sonderung von den

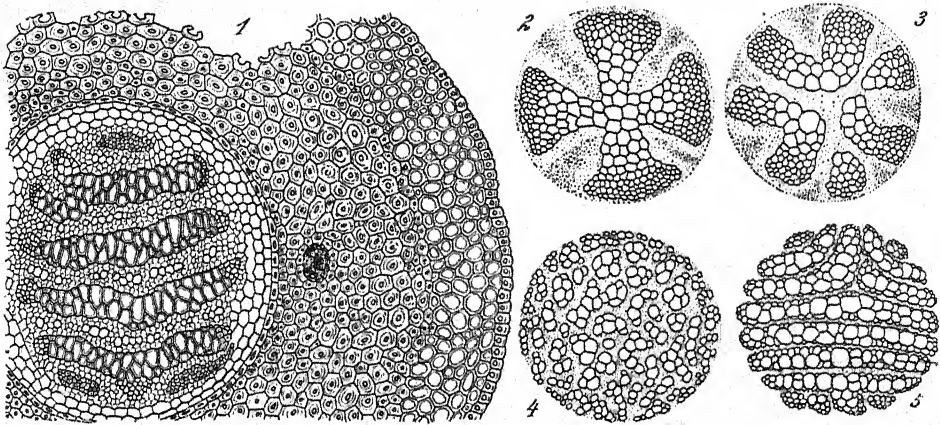


Abb. 220. Fig. 1. Stück eines Stammquerschnittes von *Lycopodium Chamaecyparissus*, links die zentrale Stele mit den parallel gestellten Hadromplatten, rechts davon ein Blattbündel. — Fig. 2 bis 5. Querschnitte von Stammstelen von *Lycopodium*-Arten; die mit Linien ausgeführten Teile stellen die Hadrome dar; 2. *L. serratum*, 3. *L. annotinum*, 4. *L. cernuum*, 5. *L. volubile*. — Vergr. — Fig. 1 nach Sachs, 2 bis 5 nach Pritzel in Engler u. Prantl.

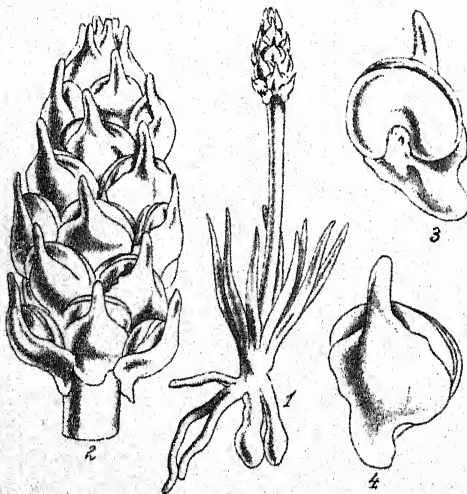


Abb. 221. *Phylloglossum Drummondii*. — Fig. 1. Ganze Pflanze; etwas vergr. — Fig. 2. Sporophyllstand; stärker vergr. — Fig. 3 u. 4. Sporophylle; stärker vergr. — Nach Hooker.

Trophophyllen aufweisend oder in ährenförmigen, manchmal gestielten Sporophyllständen. Sporangien groß, einzeln am Grunde der Blattoberseite, meist nierenförmig, mit einem Querrisse sich schließlich öffnend. Sporen mit einer gewölbten Rückenseite mit und einer flach-dreieckig pyramidenförmigen Bauchseite. Äußere Schichten der Sporenwand mit warzigen oder netzigen Skulpturen. Vegetative Vermehrung auch durch abfallende Kurztriebe (z. B. *L. Selago* und Verwandte, Abb. 218, Fig. 4 u. 5).

Die ganze Klasse der *Lycopodiinae* ist eine sehr einheitliche, läßt sich erdgeschichtlich bis ins Paläozoikum zurückverfolgen und ist schon

durch die Art der Beblätterung (vgl. S. 323) und die biciliaten Spermatozoiden von den übrigen Klassen der Pteridophyten scharf geschieden.

Die Klasse läßt mehrere relativ primitive Merkmale erkennen, so im Leitbündelbau, im Vorkommen zahlreicher Halskanalzellen im Archegonium, im Vorhandensein eines Suspensors am Embryo, im Blattbaue, was zum Teil eine starke Annäherung an die *Psilophytinae*, ja sogar an die Bryophyten ergibt. Ähnlichkeiten mit relativ primitiven Typen anderer Pteridophyten-Klassen (im Prothalliumbau und Leitbündelverlauf mit den *Ophioglossales* und *Psilotinae*) dürfte auf analoge Ableitung von ursprünglichen Pteridophyten zurückzuführen sein.

Was die Stellung der *Lycopodiales* innerhalb der *Lycopodiinae* anbelangt, so ist es schwer zu entscheiden, ob sie ursprünglicher als die heterosporen Formen, speziell die *Lepidodendrales* sind oder abgeleiteter. Für ersteres würde die Auffassung der Heterosporie als stärkere Differenzierung, für letzteres der Umstand sprechen, daß die ältesten, sicher be-



Abb. 222. *Lycopodium clavatum*. — Verkl. — Original; nach einer Photographie.

kannten *Lycopodiinae* (*Bothrodendron*) heterospor waren⁵²) und daß es im Devon und Karbon auch eligulate heterospore *Lycopodiinae* gab (*Cyclostigma*).

Phylloglossum (Abb. 221). Oberirdischer Sproß sehr kurz, wenigblättrig, einjährig, am Grunde mit in den Boden eindringenden Knöllchen (Organe zum Überdauern der Trockenzeit). Sporophyllstand auf blattlosem Stiel. *Ph. Drummondii*, Australien, Tasmanien. Neuseeland: trotz des verschiedenen Aussehens von *Lycopodium* kaum verschieden. — *Lycopodium* (Abb. 218 u. 222). Große, artenreiche, über nahezu die ganze Erde verbreitete Gattung mit bodenbewohnenden oder (in den Tropen) epiphytischen Arten. Einige auffallende Typen stellt Abb. 218 dar. Verbreitete europäische Arten: *L. Selago* (Kosmopolit), *L. clavatum* (auch in Asien und Amerika, Gebirge des tropischen Afrika, Abb. 222), *L. annotinum*, *L. complanatum* u. a. — In den Tropen verbreitete Epiphyten: *L. Phlegmaria*, *L.*

⁵²) Dies gilt unter der Voraussetzung, daß sich das devonische *Thyrsophytum* (vgl. Nathorst A. G. in Berg. Mus. Aarbok, 1915) nicht doch als isospore *Lycopodiine* erweist.

squarrosus, *L. taxifolium*, *L. verticillatum*; erdbewohnend: *L. cernuum*; kletternd: *L. volatile*. — Die Sporen von *L. clavatum* sind als „Lycopodium“, „Sporae Lycopodii“, „Semen Lycopodii“ in den meisten Kulturländern officinell.

2. Ordnung. *Selaginellales*.

Heterospor. Makro- und Mikrosporen. Prothallium reduziert, die Spore kaum verlassend. Blätter mit Ligula. Stamm ohne Dickenwachstum.

Einzige Familie: *Selaginellaceae*⁵³). (Abb. 223—227.)

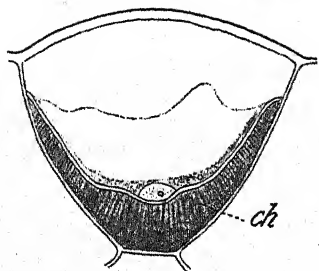


Abb. 223. Assimilationszelle von *Selaginella Martensii* mit dem Chloroplasten *ch*. — Vergr. — Nach Haberlandt.

Männliche Prothallien sehr reduziert, chlorophyllos, die Spore erfüllend, mit einer oder zwei Prothalliumzellen und einem oder zwei Antheridien mit zahlreichen Spermatozoiden (Abb. 181, Fig. 3 u. 5; Abb. 226, Fig. 1). Weibliche Prothallien ebenfalls chlorophyllfrei, die Spore nicht verlassend, frühzeitig eine Differenzierung in einen sterilen und einen fertilen Teil aufweisend (Abb. 226, Fig. 3), an einem durch Aufspalten der Sporenwand freiwerdenden Teile die Archegonien tragend (Abb. 224, Fig. 4), welche meist nur eine Halskanalzelle besitzen. Die dem Archegoniumhals

zugewendete der ersten Zellen des Embryo wird zum Embryoträger (Suspensor). Protokorm nicht so ausgeprägt wie bei den *Lycopodiaceae*. Die beiden ersten Blätter sind von den späteren morphologisch verschieden (Cotyledonen). Aufbau des Stammes auf eine Scheitelzelle oder ein Meristem

⁵³) Vgl. die bei den Lycopodiaceen angeführten Arbeiten von Spring, Baker, Bower; ferner: Braun A., *Revisio Selaginellarum hortensium*. Ann. sc. nat., Bot., 4. ser., XIII. vol., 1860. — Pfeffer W., Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. Bot. Abh. von Hanstein, I. Bd., 1871. — Treub M., *Recherches sur les org. d. l. veg. d. Selaginella Martensii*. Mus. bot. de Leide, tom. II., 1877. — Belajeff W., Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopod. Bot. Ztg., 1888. — Dangeard P., *Essai sur l'anat. des Crypt. vase.* Le Botaniste, I. ser., 1889. — Wojnowic W. P., Beitr. zur Morphol., Anat. u. Biol. von *S. lepidophylla*. Breslau 1890. — Gibson R. J. H., On contrib. tow. a knowledge of the anatomy of the gen. *Selaginella*. Ann. of Bot., VIII., 1894; X., 1896; XI., 1897. — Arnoldi W., Die Entw. d. weibl. Vork. b. d. heterosp. Lycop. Bot. Ztg., 1896. — Bruchmann H., Untersuchungen über *Sel. spinulosa*. Gotha 1897; Vom Proth. d. gr. Spore etc. enig. Sel. Flora, 1909; Von d. Veg. Org. d. *Sel. Lyallii*. Flora, 1909; Zur Embryolog. d. *Selag.* Flora, CIV., 1912; Zur Redukt. d. Embryoträg. b. *Selag.* Flora, CV., 1913; Zur Entw. d. Keim. artik. *Selag.* Zeitschr. f. Bot. XI., 1919. — Hieronymus in Engler u. Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.*, I., 4. Abt., 1900/1901. — Goebel C., Sporangien etc. bei *Selaginella*. Flora, 88. Bd., 1901; Morphol. u. biolog. Bem. 16. Flora, XCV., 1905. — Lyon F., A study of the sporang. and gamet. of *Sel. apus* and *rupestr.* Bot. Gaz., XXXII., 1901. — Harvey-Gibson R. J., Contrib. tow. a knowl. of the anat. of *Sel.* Ann. of Bot., XVI., 1902. — Campbell D. H., Stud. on the gamet. of *Sel.* Ann. of Bot., XVI., 1902. — Steinbrinck C., Üb. d. Schleudermech. d. *Sel.*-Sporang. Ber. d. d. bot. Ges., XX., 1902. — Mitchell G., Contrib. tow. a knowl. of the anat. of *Sel.* Ann. of Bot., XXIII u. XXIV., 1909 u. 1910. — Wand A., Beitr. z. Kenntn. d. Scheitelw. u. Verz. b. *Sel.*, Flora, CVI., 1914.

zurückführbar. Leitbündelbau variabel; die meisten Stämme sind monostel, doch kommt auch Meristellie vor; im ersteren Fall ist ein Mark vorhanden

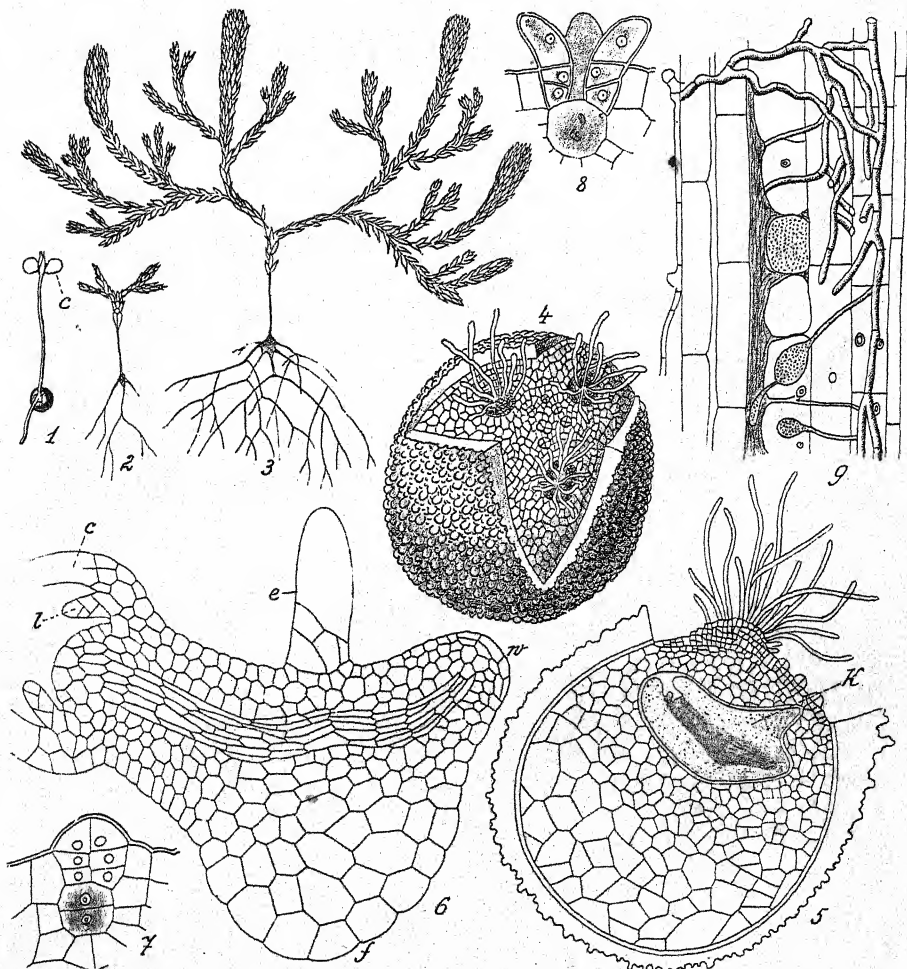


Abb. 224. *Selaginella selaginoides*. — Fig. 1. Keimpflanze, *c* Cotyledonen; wenig vergr. — Fig. 2 u. 3. Junge Pflanzen; nat. Gr. — Fig. 4. Aufgesprungene Makrospore, das ♀ Prothallium mit den Archegonien und die 3 mit Rhizoiden besetzten „Sprenghöcker“ zeigend; 60fach vergr. — Fig. 5. Längsschnitt durch 4, *K* Embryo; 80fach vergr. — Fig. 6. Embryo, *e* Embryoträger, *w* Wurzelanlage, *f* Fuß, *c* Cotyledo mit Ligula *l*; 165fach vergr. — Fig. 7. Junges, Fig. 8 reifes Archegonium; 350fach vergr. — Fig. 9. Längsschnitt durch den peripheren Teil einer Wurzel mit Mycelfäden; 350fach vergr. — Fig. 1–5, 7–9 nach Bruchmann, 6 nach Pfeffer.

oder es fehlt. Kein sekundäres Dickenwachstum. Verzweigung des Stammes gabelig oder deutlich monopodial; im ersteren Falle wenigstens bei jungen Pflanzen vielfach wirklich Dichotomie der Scheitelzelle. Gliederung in rhizom-

artige Teile und aufrechte Äste häufig. Anlage aller Wurzeln endogen. Bei aufrecht wachsenden Formen kommen meist nur am Stammgrunde Wurzeln zur Entwicklung; bei plagiotropen Formen reiche Adventivwurzelbildung, wobei der Stamnteil, in dem die Wurzel angelegt wird, zu einem mehr minder verlängerten „Wurzelträger“ (Rhizophor) wird, der, die Wurzel-

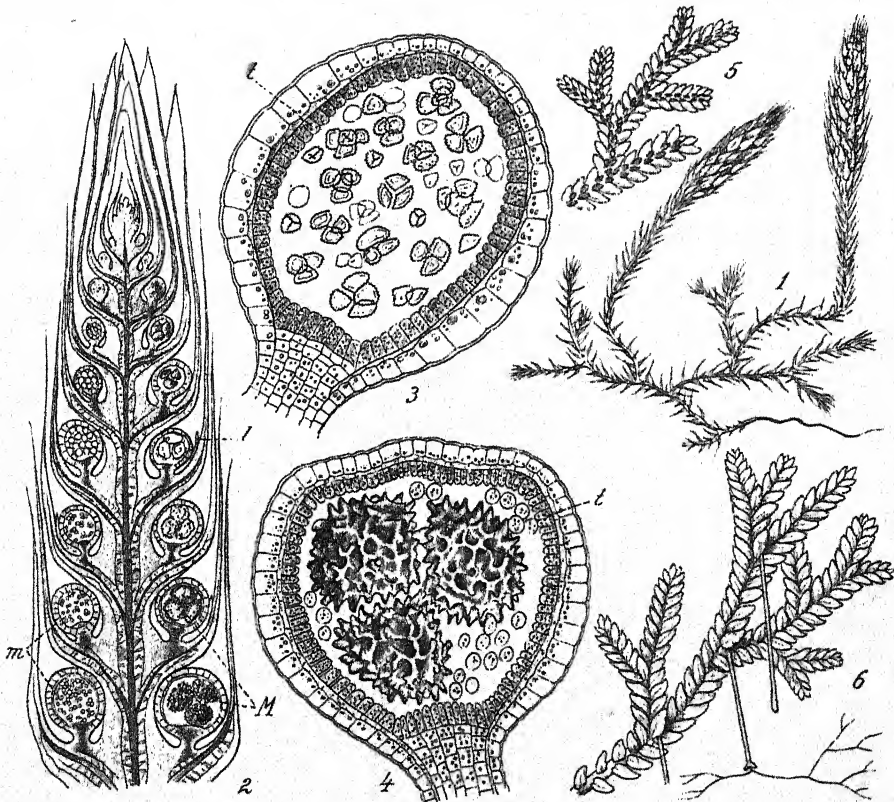


Abb. 225. *Selaginellaceae*. — Fig. 1. *S. selaginoides*, ganze Pflanze; nat. Gr. — Fig. 2. Längsschnitt durch einen Sporophyllstand von *S. inaequalifolia*; vergr.; *l* Ligula, *M* Makrosporangien, *m* Mikrosporangien. — Fig. 3. Längsschnitt durch ein Mikrosporangium derselben Art, *t* Tapetum; vergr. — Fig. 4. Längsschnitt durch ein Makrosporangium von *S. inaequalifolia*, *t* Tapetum; vergr. — Fig. 5. Zweig von *S. Martensii*, Oberseite; nat. Gr. — Fig. 6. Zweig derselben Art (Unterseite) mit Wurzelträgern; nat. Gr. — Fig. 1, 5 u. 6 Original, 2 bis 4 nach Sachs.

anlage schützend, bis zum Boden führt, dabei sehr häufig zugleich als Stützorgan für den Stamm funktioniert (Abb. 225, Fig. 6). Blätter relativ klein, aber zahlreich, ungeteilt⁵⁴), nur ein Leitbündel enthaltend. Blattstellung sehr verschieden: bei orthotropen Sprossen schraubig oder dekussiert, bei

⁵⁴) Über Eigentümlichkeiten d. meist wenigen, aber großen Chlorophyllkörner (Abb. 223) vgl. Haberlandt G., in *Flora*, LXXI., 1888, u. in *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 1905.

plagiotropen sehr häufig vierzeilig, mit zwei Reihen größerer und zwei Reihen kleinerer Blätter; letzteres eine als Anpassung auffaßbare Modifikation der dekussierten Stellung (Abb. 225, Fig. 5). Blätter mit Ligula am Grunde der Oberseite (Wasser aufnehmendes, bzw. abscheidendes Organ). Sporophylle im Baue von den Trophophyllen meist nicht wesentlich abweichend, am Ende der Sprosse ährenförmige Sporophyllstände zusammensetzend; in der Achsel jedes Sporophylls entsteht ein Sporangium, das manchmal

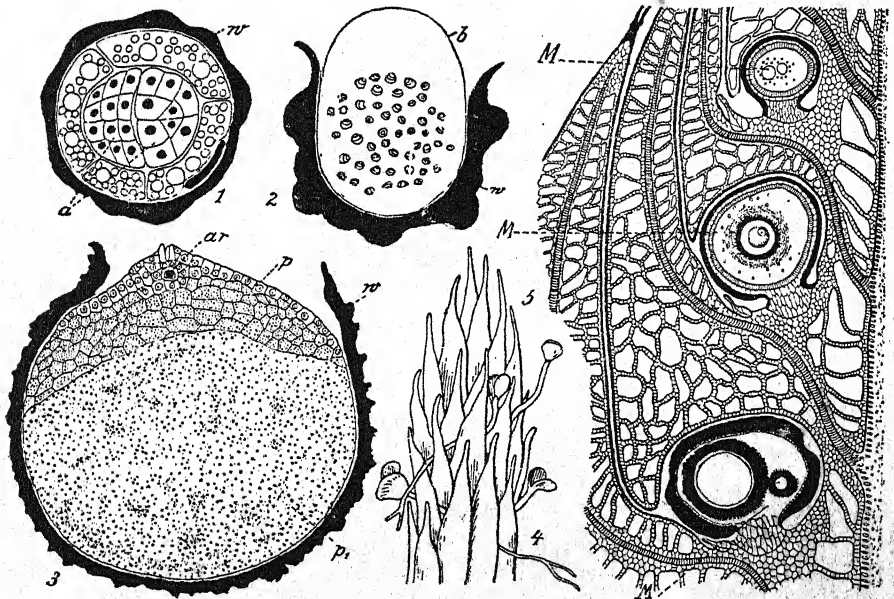


Abb. 226. *Selaginellaceae*. — Fig. 1–3. *Sel. Apus*; Fig. 1 Querschnitt durch ein noch von der Mikrospore eingeschlossenes Prothallium mit 2 Antheridien *a*; Fig. 2 Mikrospore unmittelbar vor der Befruchtung, die Prothalliumzellen sind geschwunden, die Spermatozoiden sind nur mehr vom Endosporium *b* umschlossen; Fig. 3 Längsschnitt durch den ♀ Gametophyten, oben der fertile Teil *p* mit 1 Archegonium *ar* („generativer Teil des Prothalliums“), unten der sterile Teil *p*₁ („vegetativer Teil des Prothalliums“); Fig. 4 Endteil eines Sporophyllstandes von *S. rupestris* mit Keimpflanzen; Fig. 5 Längsschnitt durch ein Stück des Sporophyllstandes von *S. rupestris* mit Makrosporangien *M*. — *w* bedeutet in Fig. 1 bis 3 die Sporenwand. — Vergr. — Nach Lyon.

über dem Blattgrunde am Stamme steht. Makrosporangien und Mikrosporangien meist in demselben Sporophyllstand, wobei die Makrosporangien in dem dem Boden zugewendeten Teile vorherrschen. Makrosporangien mit normal vier großen Sporen, Mikrosporangien mit zahlreichen kleinen Sporen. Vegetative Vermehrung überdies nicht selten durch frei werdende Sproßstücke, seltener durch Brutkörper (*S. bulbilifera*). Unterirdische Knöllchen als Dauerorgane bei *S. carassensis*⁵⁵⁾. Apogamie kommt vor.

⁵⁵⁾ Vgl. Goebel K. in Flora, 108., 1915.

Die allgemeine Übereinstimmung im Aufbau mit den isosporen *Lycopodiaceae* macht wohl eine Verwandtschaft der *Selaginellales* mit diesen unzweifelhaft, doch ist es nicht möglich, dieselben als heterosporen Typus direkt von den *Lycopodiaceae* abzuleiten. — Insofern eine „Blüte“ definiert wird als ein morphologisch abgegrenzter Sproß, dessen Blätter Fortpflanzungsorgane tragen, welche einen mit der geschlechtlichen Fortpflanzung im Zusammenhange stehenden Dimorphismus aufweisen und diese Bezeichnung aus phylo-

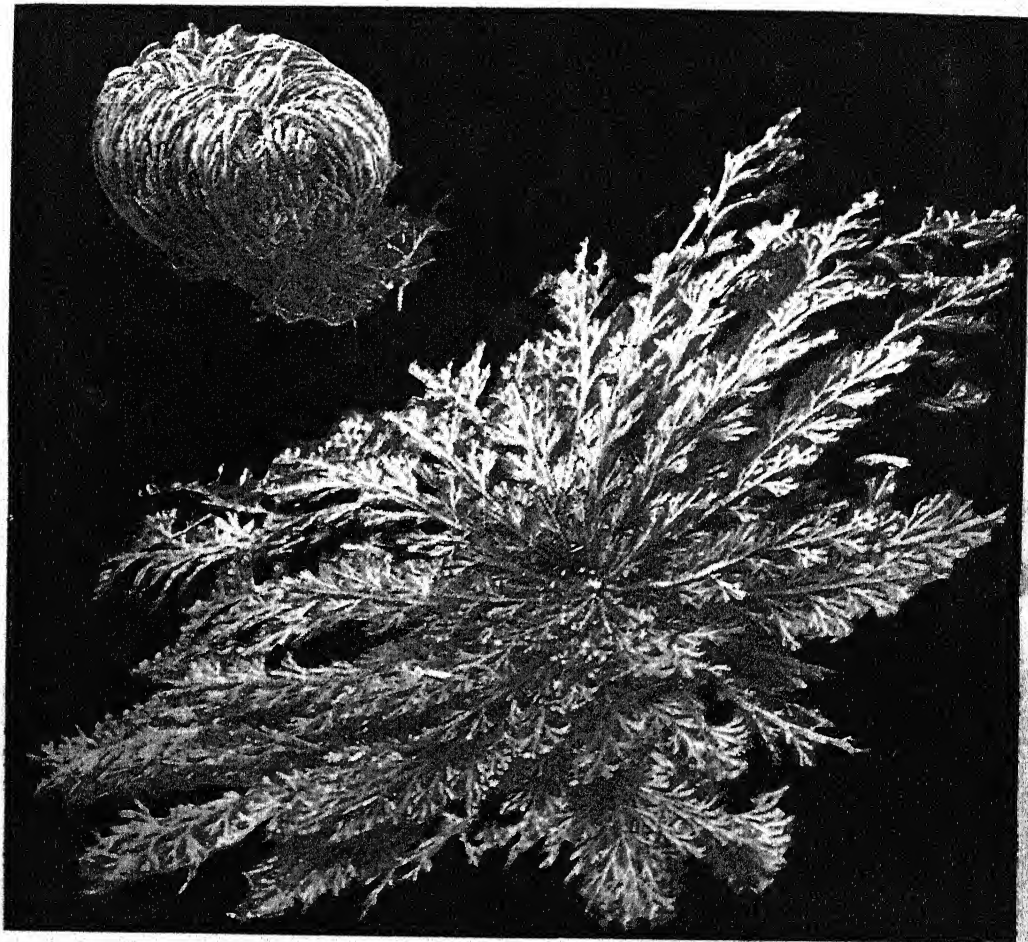


Abb. 227. *Selaginella lepidophylla*. — Links oben im trockenen, rechts unten im befeuchteten Zustande. — Ein Drittel der natürl. Größe. — Original.

genetischen Gründen auf die Cormophyten beschränkt wird, stellt der Sporophyllstand der *Selaginellales* morphologisch den ursprünglichsten Typus einer Blüte unter den heute lebenden Pflanzen dar; damit ist natürlich nicht gesagt, daß diese Blüte mit jenen der Anthophyten in einer genetischen Beziehung steht. Sehr bemerkenswert ist aber, daß, soweit bekannt, bei einzelnen Arten die Befruchtung schon während der Zeit erfolgt, in der die Makrospore noch im Makrosporangium sich befindet (z. B. *S. Apus* und *S. rupestris*). Bei diesen Arten gelangt die Mikrospore auf die aufgesprungene Makrospore, und zwar

in einem Stadium, in dem die Spermatozoiden schon frei im Innern des Endosporiums liegen (Abb. 226, Fig. 2). Bei Befruchtung wird die Sporenwand gesprengt und die Spermatozoiden schwimmen zu den Archegonien. Bei *S. rupestris* ist sogar das Makrosporangium direkt von einem Gewebewulste umhüllt und festgehalten und die Entwicklung der jungen Pflanzen erfolgt in Verbindung mit dem Sporophyten der vorigen Generation (Abb. 226, Fig. 4 und 5). Die Tatsache, daß die Makrospore das Sporangium nicht verläßt, sondern in ihm die Bildung des Prothalliums und die Befruchtung erfolgt, stellt eine überaus beachtenswerte Annäherung an die Samenbildung dar, wie sie bei den Gymnospermen vorkommt.

Einzige Gattung: *Selaginella* mit zirka 500 Arten. Weitaus die Mehrzahl bewohnt feucht-schattige Standorte der Tropenzone, viele derselben (z. B. *S. umbrosa*, *haematodes*, *sarmentosa*, *Apus*, *Willdenowii*, *Martensii* u. a.) werden in Gewächshäusern als Zierpflanzen gezogen. Wenige Arten zeigen Anpassungen an eine xerophytische Lebensweise, so die zentralamerikanische *S. lepidophylla*, die ostasiatischen Arten *S. hygrometrica* und *S. involvens* u. a., welche getrocknet durch Einkrümmen der Äste zu \pm kugeligen Ballen werden, während die Äste (auch die der abgestorbenen Pflanze) bei Befruchtung sich wieder ausbreiten⁵⁶⁾ (Abb. 227). — In Gebirgen Mitteleuropas und in Nordamerika verbreitet: *S. selaginoides* (Abb. 224 u. 225, Fig. 1); in den Gebirgen Mitteleuropas und in Zentralasien: *S. helvetica*; im Mittelmeergebiete: *S. denticulata*.

3. Ordnung. *Lepidodendrales*⁵⁷⁾.

Eine ausschließlich im fossilen Zustande bekannte Gruppe, welche dem Devon, Karbon und Perm eigentümlich ist und in so zahlreichen und gut erhaltenen Resten auf uns gekommen ist, daß es möglich ist, ihren Bau mit großer Genauigkeit aufzuklären.

Größtenteils baumartige Formen mit oft gabelig verzweigten Stämmen, die an den jüngeren Teilen mit einfachen linealen Blättern bedeckt waren, welche nach dem Abfallen charakteristische Narben hinterließen. Eine Ligula war vorhanden. Stämme mit zentralem Leitbündelzyylinder, manchmal mit Mark. Sekundäres Dickenwachstum. Sporophyllstände ährenförmig, an den Enden der Äste oder seitwärts am Stamme entspringend. Sporophylle den Trophophyllen ähnlich, aber breiter und kürzer, mit je einem Sporangium am Grunde der Oberseite. Makro- und Mikrosporen. Die Prothallien blieben, soweit bekannt, in der Spore eingeschlossen.

Wie es bei nur fossil bekannten Pflanzen begreiflich ist, wurden zuerst nur vereinzelte Stücke beschrieben, die auf Grund morphologischer Eigentüm-

⁵⁶⁾ Vgl. Planchon L., Sur la vraie et les fausses Roses de Jericho. Bull. mens. d. l'Acad. d. sc. Montpellier, 1909.

⁵⁷⁾ Potonié H., Lehrb. d. Pflanzenpaläontologie, Berlin 1897–99, und in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I., 4. Abt., 1901. — Williamson W. C., Growth and devel. of the Carbonif. Lepid. Mem. and Proc. Manchestr. Phil. Soc., ser. IV. vol. IX., 1895. — Seward A. C., On the struct. and affin. of *Lepid.* stem. Transact. Roy. Soc. Edinb., XXXIX., 1900; Foss. pl. for stud., II., 1910. — Scott D. H., Studies in foss. Bot. London 1900; 3. ed., vol. 1., 1920. — Zeiller C., Elém. de Paléobot. Paris 1900. — Benson M., The fructific. of *Miadesmia*. Phil. Transact. Roy. Soc. Lond., 1908. — Watson D. M. S., The cone of *Bothrod.* Mem. and Proc. Manch. Soc., LII., 1908; On the struct. and origin of the Ulodendroid Scar. Ann. of Bot., XXVIII., 1914. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909. — Gothan W., Potoniés Lehrb. d. Paläobot., 2. Aufl., 1921.

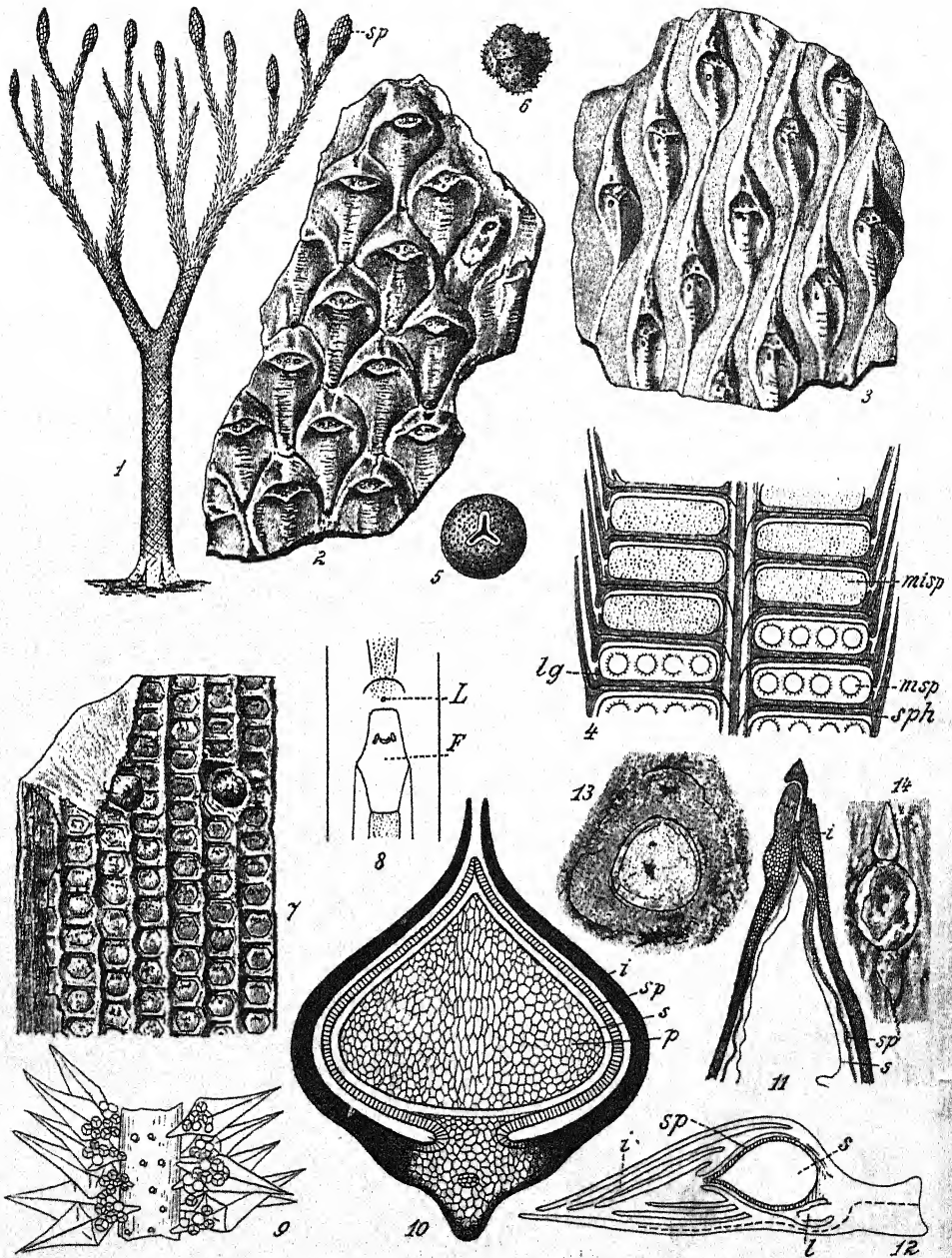


Abb. 228. *Lepidodendrales*. — Fig. 1. Ein restaurierter *Lepidodendron*-Baum mit Sporophyllständen (sp); stark verkl. — Fig. 2. *Lepid. Volkmannianum*; Stammoberflächenstück mit Blattpolstern; nat. Gr. — Fig. 3. *Lepid. Veltheimii*; analoges Stück wie Fig. 2. — Fig. 4. Längsschliff durch einen Sporophyllstand von *Lepidostrobus*; msp Makro-, misp Mikrosporangien, lg Ligula, sph Sporophyll; vergr. — Fig. 5. Makrospore, Fig. 6. Mikrosporen von *Lepidostrobus*; vergr. — Fig. 7. *Sigillaria elegans*, Stammoberflächenstück; nat. Gr. —

Fig. 8. *Sig. elongata*, Blattpolster; *L* Ligularnarbe, *F* Blattnarbe. — Fig. 9. Stück eines Sporophyllstandes von *Sigillariostrobus Tieghemi*; auf den Sporophyllen liegen Makrosporen; nat. Gr. — Fig. 10. Längssch. d. ein Makrosporangium von *Lepidocarpon Lomaxi*, etwas schematisiert, *i* „Integument“, *sp* Sporangiumwand, *s* Sporenwand, *p* Prothallium. — Fig. 11. Oberster Teil von 10, nach einem Schliff. — Fig. 12. Längsschn. d. ein Makrosporo-phyll von *Adesmia membranacea*; *l* Ligula, *sp* Sporangium, *s* Spore, *i* Hülle mit Anhängseln; schematisiert. — Fig. 13. Spore von *Spencerites membranaceus*, von oben gesehen; vergr. — Fig. 14. Dieselbe im Längsschnitt. — Fig. 1 bis 3 nach Potonié, 4, 10 u. 11 nach Scott, 5 u. 6 nach Schimper, 7 bis 9 nach Zeiller, 12 nach Benson, 13 u. 14 nach Kubart.

lichkeiten mit verschiedenen Namen belegt wurden. Erst die Auffindung ergänzender Stücke und vertiefter Vergleich machten es möglich, den Zusammenhang zwischen den unter verschiedenen Namen beschriebenen Teilen in vielen Fällen klarzustellen.

So hat es sich herausgestellt, daß die unter dem Namen „Stigmarien“ (*Stigmaria*, *Stigmariopsis*) beschriebenen, stammähnlichen Gebilde, deren Oberfläche mit eigentümlichen Narben bedeckt erscheint, die unterirdischen Stammteile sehr verschiedener *Lepidodendrales* darstellen, von denen Adventivwurzeln ausgingen, deren Ansatzstellen jene Narben sind.

Nach den Resten oberirdischer Teile lassen sich zunächst zwei Gruppen unterscheiden; wenn dieselben hier als „Familien“ bezeichnet werden, so soll damit nicht gesagt sein, daß diese den Familien rezenter Pflanzen gleichwertig sind.

1. Familie. *Lepidodendraceae*. (Abb. 228, Fig. 1—6, 13, 14.)

Stamm monostel, mit zentripetal entstandenem, massivem oder innen mit Mark erfülltem oder hohlem Holze. Oberfläche der älteren Stammteile mit in Schraubenlinien stehenden, sehr charakteristisch geformten Blattnarben, an denen im oberen Teile meist je eine „Ligularnarbe“, im unteren Teile die Leitbündelnarbe und rechts und links davon je eine „Parichnosnarbe“ (Reste von Strängen lacunosen Gewebes) zu konstatieren sind. Die Blätter enthalten je ein Leitbündel, welches von einem Tracheidensaume umgeben ist; an den Seiten der Blätter verläuft je eine Längsfurche, in der die Spaltöffnungen sich finden. Sporophylle in zapfenartigen Sporophyllständen; am Grunde jedes Sporophylls ein Sporangium.

Vegetative Stammstücke: *Lepidodendron* (Abb. 228, Fig. 1 bis 3), *Lepidophloios*, *Bothrodendron*, *Bergeria*, *Aspidaria*, *Knorria*, *Halonäa*, *Ulodendron*; Sporophyllstände: *Lepidostrobus* (Abb. 228, Fig. 4 bis 6), *Bothrostrobus*, *Spencerites* (Abb. 228, Fig. 13 u. 14) mit geflügelten Sporen; einzelne Sporophylle: *Lepidophyllum*.

2. Familie. *Sigillariaceae*. (Abb. 228, Fig. 7—9.)

Stamm monostel, mit ringförmig gestellten, sich später zu einem massiven Holzkörper vereinigenden Xylemen. Oberfläche älterer Stammteile mit in alternierenden Längsreihen stehenden Blattnarben, welche einen ähnlichen Bau wie die der *Lepidodendraceae* aufweisen. Blätter mit einem oder zwei Leitbündeln, welche von Tracheidensäumen umgeben sind, mit

zwei Längsfurchen, in welchen sich die Spaltöffnungen befinden. Sporophyllstände jenen der vorigen Familie ähnlich.

Vegetative Stammstücke: *Sigillaria* (Fig. 7 u. 8), *Rhytidolepis*, *Favularia*, *Clathraria* u. a.; Sporophyllstände: *Sigillariostrobus* (Fig. 9).

Sehr bemerkenswert sind einige *Lepidodendrales*-Sporangien, welche starke Annäherungen an den Samenanlagenbau zeigen, so *Lepidocarpon* (Abb. 228, Fig. 10 u. 11) mit je einer, das Sporangium nicht verlassenden Makrospore in jedem Makrosporangium und einer integumentartigen Gewebewucherung am Sporophyll, welche das Sporangium bis auf einen Spalt umhüllt; *Miadesmia* (Abb. 228, Fig. 12) mit ähnlichem Makrosporangiumbau und einem Integument, das nur eine kleine apikale Öffnung freiläßt.

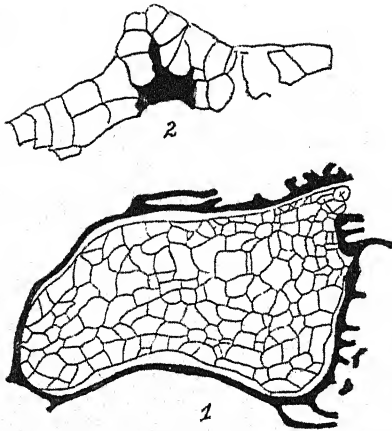


Abb. 229. *Lepidostrobus Veltheimianus*. — Fig. 1. Längsschliff durch eine keimende Makrospore mit Prothallium, 50fach vergr. — Fig. 2. Stück eines Prothalliums mit Archegonium, 275fach vergr. — Nach Scott.

Ähnlich wie bei den *Selaginellales* kam es also auch bei den *Lepidodendrales* dadurch, daß die Makrospore das Sporangium nicht verließ und in ihr das Prothallium entstand, zu einer Bildung, welche mit den Samenanlagen der Gymnospermen vergleichbar ist. Gesteigert wird diese Ähnlichkeit hier durch die Einzähl der Makrosporen in den Sporangien und durch die Ausbildung der integumentartigen Hüllen.

In einigen Fällen konnte die Entwicklung des Prothalliums in der Makrospore (*Lepidostrobus Veltheimianus*, *Mazocarpon*) und der Archegonienbau festgestellt werden (Abb. 229).

III. Klasse. Psilotinae.

Charakteristik siehe S. 325.

Prothallien klein, 2--20 mm lang, zylindrisch, später verzweigt, unterirdisch, saprophytisch, mit Pilzmycelium in den Zellen, allseitig mit Rhizoiden besetzt, nicht grün. Archegonien und Antheridien auf demselben Prothallium. (Abb. 230.)

Einzige Familie: *Psilotaceae*⁵⁸⁾. (Abb. 230 u. 231.) Epiphytisch oder auf humösem Boden lebende krautige Pflanzen, deren unterirdische

⁵⁸⁾ Müller Karl Hal., Monogr. der Lycopodiaceengattung *Psilotum*. Bot. Ztg., 1856. — Solms-Laubach H. Grf., Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. Ann. d. jard. bot. Buitenzorg., IV., 1884. — Dangeard P. A., Mem. sur la morphol. et l'anat. des *Tmesipteris*. Le Botaniste, 2. ser., 1890 bis 1891. — Bower F. O., Studies on the morphol. of spore-prod. memb. Phil. Transact. Roy. Phil. Soc. of London, vol. 185, 1894. — Pritzel in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I., 4. Abt., 1900. — Thomas A. W. P., The affin. of *Tmes.* with the *Sphenoph.* Proc. Roy. Soc., 1902. — Ford S. O., The anatomy of *Psilot. triquet.* Ann. of Bot., XVIII., 1904. —

Rhizomteile eine Mykorrhiza aufweisen, als Wurzeln funktionieren und zugleich der vegetativen Vermehrung dienen. Oberirdische Sprosse verlängert, beblättert, mit gabeliger Verzweigung (Abb. 231, Fig. 1) und zentralem Leitbündel; am Grunde mit sekundärem Dickenwachstum. Blätter einfach, mit (*Tmesipteris*) oder ohne (*Psilotum*) Leitbündel. Sporophylle vorherrschend an den Enden der Zweige, aber nicht zu Sporophyllständen ver-

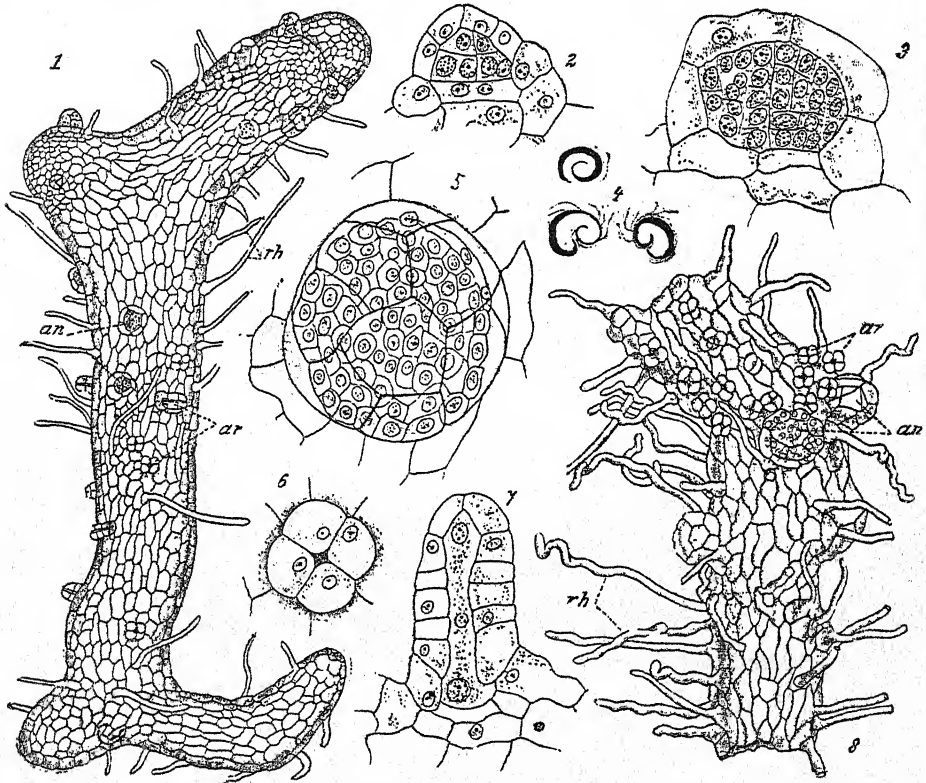


Abb. 230. *Psilotaceae*. — Fig. 1 bis 4, 6 u. 7. *Psilotum triquetrum*. Fig. 1 Prothallium; Fig. 2 u. 3 Antheridien; Fig. 4 Spermatozoiden; Fig. 6 Archegonium von oben, Fig. 7 im Längsschnitte. — Fig. 5 u. 8. *Tmesipteris tannensis*; Fig. 5 Antheridium von oben; Fig. 8 Prothallium. — an Antheridien, ar Archegonien, rh Rhizoiden. — Fig. 1 u. 8 zirka 50fach vergr., alle anderen stark vergr. — Nach Lawson.

einigt. Sporophylle zweispaltig; an dem Grunde ihrer Oberseite die relativ großen zwei- bis dreifächerigen, regelmäßig aufspringenden Sporangien

Lang W. H., On a prothall. provis. ref. to *Psil.* Ann. of Bot., XVIII., 1904. — Sykes M. G., The anat. and morphol. of *Tmesipt.* Ann. of Bot., XXII., 1908; Note on an abnorm. found in *Psil.*, l. c. — Scott D. H., Stud. in foss. Bot., 2. ed., vol. II., p. 626, 1909. — Whitelegge T., The gametoph. of *Psil.* Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. XLI., 1916. — Lawson A., The proth. of *Tmesipt.* Transact. R. Soc. Edinb., LI., 1917; The gametoph. gen. of the *Psil.* Transact. R. Soc. Edinb., LII., 1918. — Darnell-Smith G. P., The gametoph. of *Psil.* Transact. R. Soc. Edinb., LII., 1918.

(Abb. 231, Fig. 2, 3 u. 7). In die Sporangien treten Leitbündel ein. In den Sporangien ist kein Tapetum nachweisbar, wohl aber finden sich zwischen den Sporenmutterzellen zahlreiche sterile Zellen, die bei der Sporenreife resorbiert werden (Abb. 231, Fig. 5). Sporen alle von derselben Gestalt (isospor), bohnenförmig.

Die lebenden Repräsentanten der Familie machen den Eindruck von Reliktformen. Ihre Beziehungen zu den anderen Klassen der Pteridophyten sind nicht ganz geklärt. Man hat vielfach nahe Beziehungen zu den *Lycopodiinae* angenommen, wozu insbesondere der Habitus und die Beblätterung verleitet. Der Bau der Sporangien und die polyciliaten Sperma-

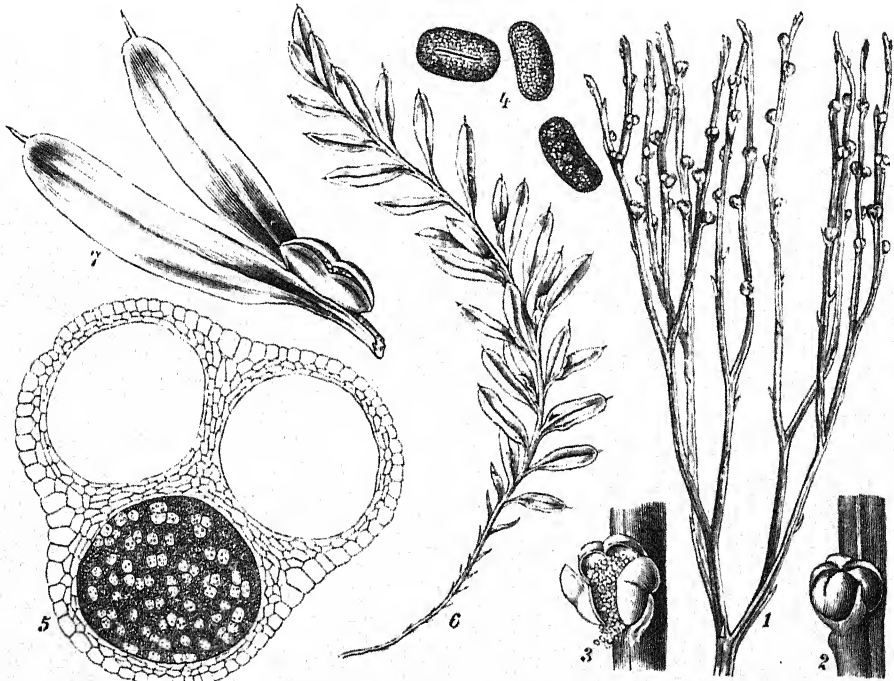


Abb. 231. *Psilotaceae*. — Fig. 1 bis 5. *Psilotum triquetrum*. Fig. 1 oberer Teil der Pflanze mit Sporangien, nat. Gr.; Fig. 2 geschlossenes Sporangium, vergr.; Fig. 3 aufgesprungenes Sporangium, vergr.; Fig. 4 Sporen, stark vergr.; Fig. 5. Querschnitt durch ein noch unreifes Sporangium, in einem Fache Sporenmutterzellen zwischen aufgelösten Zellen. — Fig. 6 u. 7. *Tmesipteris tannensis*; Fig. 6 Sproß in nat. Gr.; Fig. 7 Sporophyll, vergr. — Original.

tozoiden allein bedingen einen scharfen Unterschied von den *Lycopodiinae*. Im anatomischen Bau und insbesondere im Bau der Sporangien zeigen sich Annäherungen an die *Sphenophyllales* unter den *Equisetinae*, als deren Abkömmlinge die *Ps.* vielleicht aufzufassen sind. Der Mangel der quirligen Blattstellung unterscheidet aber die *Ps.* deutlich von den *Sphenophyllales* und es dürfte daher die Auffassung der *Ps.* als Repräsentanten einer eigenen Klasse am besten dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse entsprechen.

Zwei wesentlich verschiedene Gattungen: *Tmesipteris*. Blätter relativ groß, in Profilstellung. Sporangien zweifächerig. Eine polymorphe Art: *T. tannensis* (nach Dangeard mehrere Arten) in Australien, auf den benachbarten Inseln und den Philippinen (Abb. 231, Fig. 6 u. 7). — *Psilotum*. Blätter klein, schuppenförmig, Sporangien dreifächerig. Zwei bis vier polymorphe und durch Zwischenformen verbundene Arten in den Tropen dre

ganzen Erde: *P. triquetrum* (Abb. 231, Fig. 1 bis 5) und *Ps. complanatum*. *Psilotum* vermehrt sich stark durch kleine knöllchenförmige Brutkörper, welche an den Rhizomen an den Enden von Wurzelhaaren entstehen. Die zwei Gattungen der *Psilotaceae* sind so verschieden, daß auch eine Einreihung in zwei verschiedene Familien sich rechtfertigen ließe.

IV. Klasse. Equisetinae⁵⁹⁾. Schachtelhalme im weiteren Sinne.

Charakteristik siehe S. 325.

Schon auf S. 323 wurde erwähnt, daß die *Equisetinae* einen Typus der Pteridophyten darstellen, der weder mit dem der *Lycopodiinae* noch mit dem der *Filicinae* sich vereinigen läßt, wenn auch vielleicht alle drei Typen auf dieselbe Wurzel zurückgehen. Trotz der relativ kleinen Blätter der rezenten *E.* scheinen dieselben dem „megaphyllen“ Typus wie die Farne anzugehören. Die innerhalb der *E.* zusammengefaßten Gruppen zeigen Übereinstimmung in vielen Beziehungen.

1. Ordnung. *Sphenophyllales*⁶⁰⁾.

Nur fossil bekannt. Isospor (ob immer?). Die Sporophylle tragen an der Oberseite isolierte oder in Gruppen stehende Sporangien, oder sie sind schildförmig und tragen die Sporangien am Rande, oder endlich sie sind zweiteilig, wobei der untere Teil meist steril ist, der obere Sporangien trägt.

Die zahlreich bekannt gewordenen Formen lassen sich in folgende „Familien“ einfügen:

1. Familie. *Sphenophyllaceae*. (Abb. 232.) Stamm verlängert, verzweigt, mit zentralem Leitbündelzylinder (in der Jugend dreieckige Haplostele, vgl. Abb. 232, Fig. 3), sekundärem Dickenwachstum und mit deutlichen Internodien. Blätter quirlig gestellt, keilförmig, ganz oder gabelig geteilt, manchmal dimorph. Sporophylle zu endständigen, ährenähnlichen Sporophyllständen vereinigt, von den Trophophyllen wesentlich verschieden, von sehr verschiedenem Bau. Entweder sie sind blattförmig und tragen auf der Oberseite einzelne Sporangien, resp. Sporangiphoren oder Gruppen solcher (Abb. 232, Fig. 2) oder sie sind schildförmig und tragen am Rande des Schildes Sporangien.

In paläolithischen (vom Devon an) und in triassischen Ablagerungen. Wenn auch derzeit noch die meisten Formen unter dem Gattungsnamen „*Sphenophyllum*“ zusammengefaßt werden, so kann es doch nach dem sehr verschiedenen Baue der Sporophylle keinem Zweifel unterliegen, daß sich eine weitere Gliederung vornehmen läßt. Isolierte Sporophyllstände wurden auch als *Sphenophyllostachys* bezeichnet.

⁵⁹⁾ Lignier hat (1908) für die *E.* den Namen *Articulatae* eingeführt, der insbesondere in der phytopaläontologischen Literatur viel verwendet wird.

⁶⁰⁾ Kidston R., Fructif. of *Sphen. trichomatosum*, Proc. Roy. Soc. Edinb., XI., 1891. — Zeiller R., Constitution de l'appareil fructif. des Sphen. Mem. d. l. Soc. geol. d. Fr. Paris, 1893. — Solms-Laubach H. Grf., *Bowmanites Römeri*, eine neue Sphenophylleenfructif. Jahrb. d. geol. Reichsanst. Wien, 1905. — Potonié H., Lehrb. d. Pflanzenpaläont., Berlin 1897 bis 1899. — Scott D. H., The pres. posit. of paläoz. Bot. Progr. rei bot., I., 1907 mit guter Literaturübersicht von E. A. Newell Arber; Stud. in foss. Bot., 3. ed., vol. I., 1920.

2. Familie. *Cheirostrobaceae*. Von der vorigen Familie insbesondere durch den komplizierten Sporophyllbau verschieden (vgl. Abb. 232, Fig. 4). Jedes Sporophyll ist 6-lappig, von diesen Lappen sind 3 steril, 3 fertil; je eines der letzteren steht über einem sterilen.

Cheirostrobos im Kulm.

3. Familie: *Pseudoborniaceae*. Ausgezeichnet durch die sehr großen, stark dichotom zerschlitzten Blätter.

Pseudobornia aus dem Devon.

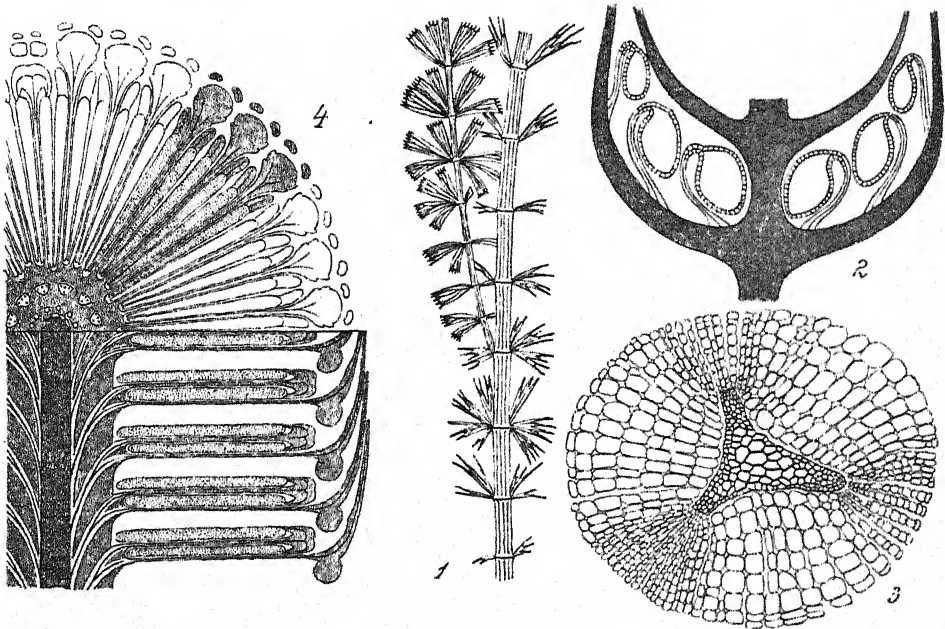


Abb. 232. *Sphenophyllales*. — Fig. 1. Aststück mit Seitenzweig von *Sphenophyllum cuneifolium*. — Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch ein Stück des Sporophyllstandes von derselben Form. — Fig. 3. Querschnitt durch den Holzteil eines Stammes von *Sph. plurifoliatum*. — Fig. 4. Längs- (unten) und Querschnitt (oben) d. einen Sporophyllstand von *Cheirostrobos pettyeurensis*; die schattierte Partie des Querschnittes gehört zu einem Sporophyll. — Fig. 1 nach Zeiller, 2 nach Potonié, 3 u. 4 nach Williamson und Scott.

2. Ordnung. *Equisetales*.

Rezent und fossil. Isospor oder (nur fossile) heterospor. Sporangien zu mehreren am Rande der schildförmigen Sporophylle.

1. Familie: *Equisetaceae*⁶¹⁾, Schachtelhalme im engeren Sinne. (Abb. 233, 234 u. 235.)

⁶¹⁾ Hofmeister W., Vergleichende Untersuchungen, Leipzig 1851; Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. I. Abh. der königl. sächs. Gesellsch. der Wiss., IV., 1852. — Duval-Jouve J., Hist. nat. d. Equis. d. Fr., Paris 1864. — Milde J., Monographia

Rezent und fossil bekannt. Prothallien diözisch, seltener zweigeschlechtig, grün, unregelmäßig verzweigt oder mit blattartigen Lappen (Abb. 233); die antheridientragenden sind kleiner, die archegonientragenden

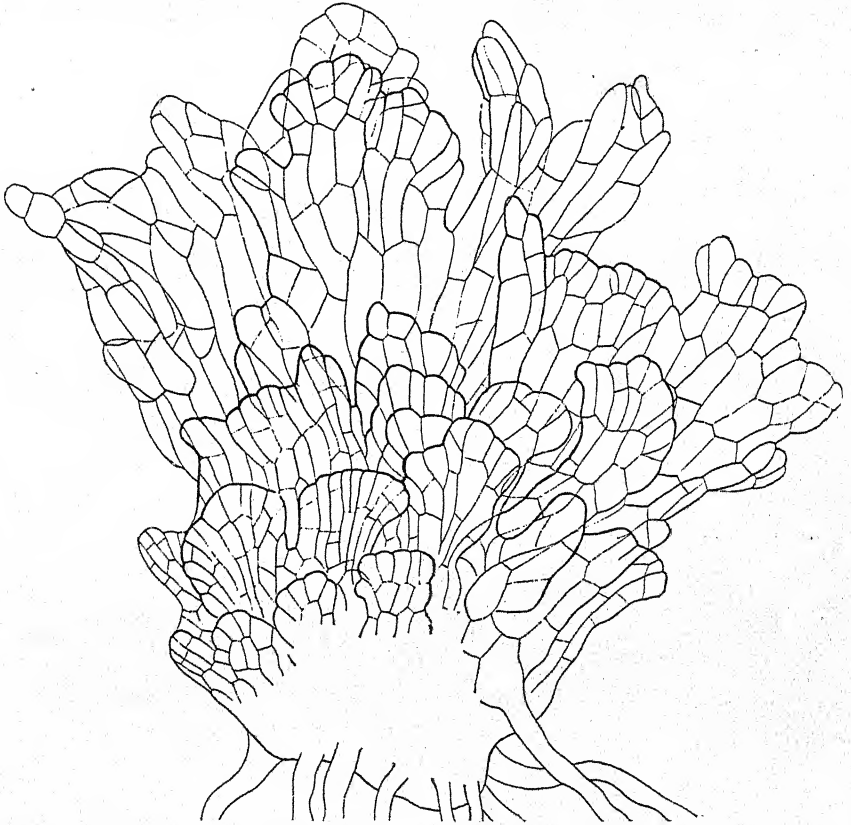


Abb. 233. Erwachsenes (4 Wochen altes) weibliches Prothallium von *Equisetum maximum*.
— Vergr. — Original nach H. Marchet.

Equisetorum. Nova Acta Leop. Carol. Acad., XXXII, 1867. — Sadebeck R., Die Entwicklung d. Keimes d. Schachtelhalme. Jahrb. f. wissensch. Bot., XI, 1877. — Goebel K., Beitrag zur Entwicklungsgesch. der Sporangien. Bot. Zeitg., 1880. — Luerksen Ch., Die Farnpflanzen in Rabenh. Kryptogamenfl., 2. Aufl., Leipzig 1889. — Bower F. O., Stud. in the morphol. of spore-prod. members. Philos. Transact. of the Roy. Soc., London, 185., 1894. — Jeffrey E. C., The development, struct. and affin. of the genus *Equisetum*. Mem. Boston Soc. of Nat. Hist., vol. V., 1899. — Sadebeck R. in Engler u. Prantl, I. 4, 1900. — Gwynne-Vaughan D. T., Rem. upon the nat. of the stele of *Eq.* Ann. of Bot., XV., 1901. — Campbell D. H., Affin. of the gen. *Equiset.* Am. Natural., XXXIX., 1905. — Shibata K., Üb. d. Chemotax. d. Spermatoz. v. *E.* Bot. Mag. Tokyo, XIX., 1905. — Hawkins L. A., The developm. of the sporang. of *Eq. hiem.* Ohio Natural., VII., 1907. — Sharp L. W., Spermatoz. in *Equis.* Bot. Gaz., LIV., 1912. — Browne J., Contrib. to our knowl. of Anat. etc. of *Equis.* Ann. of Bot., XXVI., 1912; A fourth Contribut. etc., I. c., XXXV., 1921. — Kashyap S. R., The struct. and developm. of proth. of *Equis. deb.* Ann. of Bot., XXVIII., 1914.

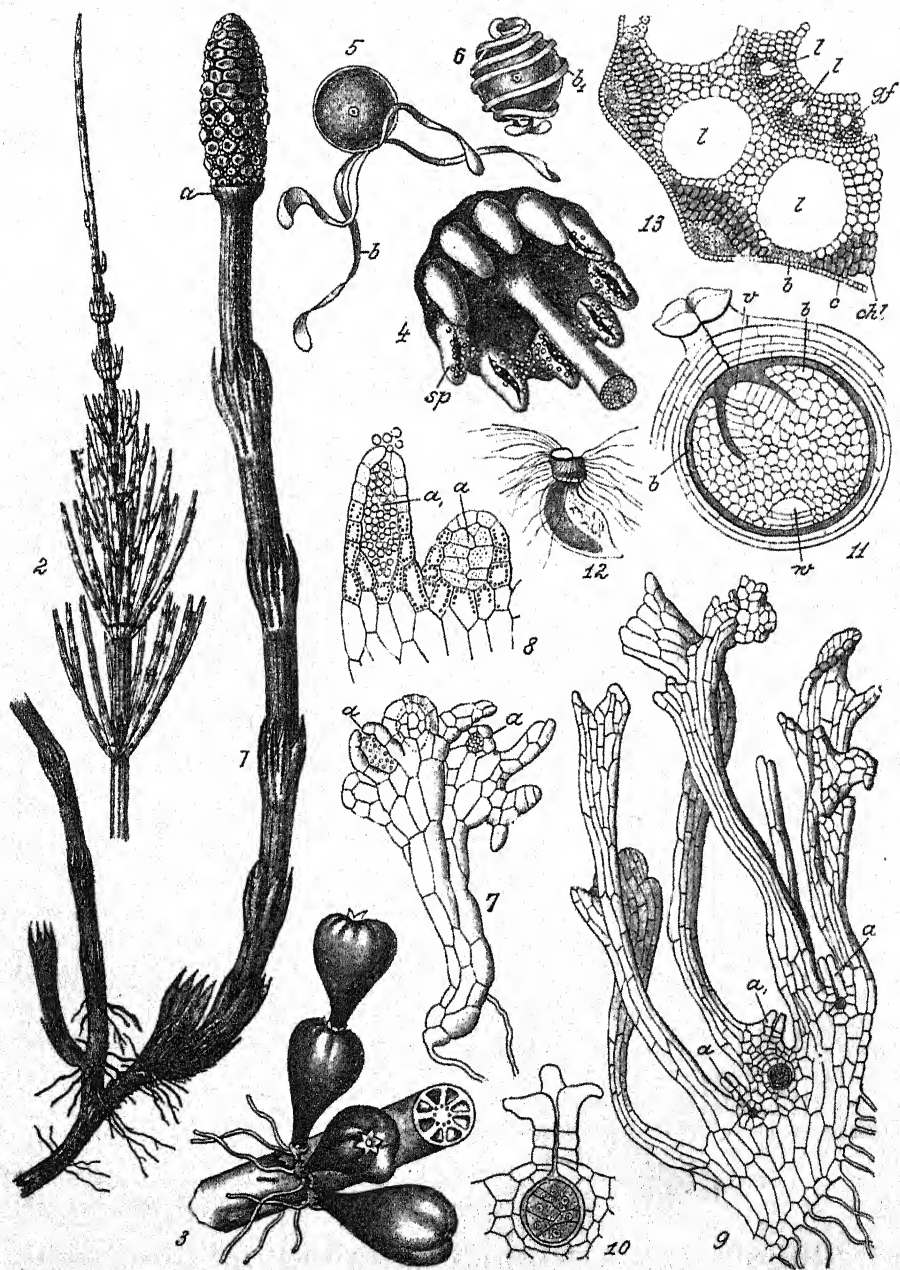


Abb. 234. *Equisetaceae*. — Fig. 1 Fertilis, 2 steriler Sproß von *Equisetum arvense*, a Annulus (der als Schutzorgan fungierende oberste Wirtel von sterilen Blättern); nat. Gr. — Fig. 3. Rhizomknollen von *E. maximum*; nat. Gr. — Fig. 4 Sporophyll, 5 u. 6 Sporen von *E. maximum*; sp Sporangien, b u. b, Schraubenbänder; 4 schwach, 5 u. 6 stark vergr. — Fig. 7. Männliches Prothallium von *E. arvense*; 20fach vergr. — Fig. 8. Antheridien (a u. a₁) von

E. limosum; 300fach vergr. — Fig. 9. Weibliches Prothallium von *E. arvense* im Längsschnitte; *a* u. *a*₁ Archegonien; 100fach vergr. — Fig. 10. Archegonium nach der Befruchtung; stark vergr. — Fig. 11. Embryo noch im Innern des Archegoniumbauches; *w* Wurzelanlage, *v* Sproßscheitel, *b* erste Blätter; stark vergr. — Fig. 12. Spermatozoid von *E. arvense*; 950fach vergr. — Fig. 13. Stück eines Stammquerschnittes von *E. arvense*; *e* Epidermis, *b* mechanische Elemente, *chl* Assimilationsgewebe, *l* (links unten) Vallecularhöhlen, *gf* Leitbündel, *l* (rechts oben) Carinalhöhlen; stark vergr. — Fig. 1, 2, 13 Original, 3 nach Milde, 4 bis 6 nach Dodel-Port, 7 bis 9 nach Hofmeister, 10 u. 11 nach Sadebeck, 12 nach Belajeff.

größer, stärker geteilt, mit einem dicken Gewebekörper, der die Archegonien trägt (Abb. 234, Fig. 7 u. 9). Sporophyt zumeist eine Gliederung in ein unterirdisches Rhizom und in über den Boden hervorragende Sprosse von verschieden langer Lebensdauer (häufig ☉) aufweisend. Rhizome oft knollenbildend (Abb. 234, Fig. 3). Stamm mit deutlichen Internodien; außen mit Längsriefen (Carinae) und Gruben zwischen diesen (Valleculae). Epidermis, wie die der Blätter, mit stark verkieselten Membranen, unter der Epidermis mechanisches und Assimilationsgewebe; weiter nach innen folgt ein Kranz von Luft führenden Kanälen, die unter den Gruben der Stammoberfläche verlaufen (Vallecularhöhlen; Abb. 234, Fig. 13 *l* links unten), ferner ein Ring kollateral gebauter Leitbündel mit schwach entwickelten Hadromen; jedem Bündel liegt nach innen ein enger Luftkanal (Carinalhöhlen; Fig. 13 *l* rechts oben) an; die Mitte des Stammes wird von einem weiten Hohlraume (Zentralhöhle) eingenommen. Sekundäres Dickenwachstum des Stammes fehlend; nur bei einzelnen Arten (z. B. *E. maximum*) angedeutet. Blätter klein, quirlig, an den Knoten des Stammes entspringend, einfach, je ein Leitbündel enthaltend, die eines Quirls zu einem zylinderförmigen, das nächsthöhere Internodium wenigstens am Grunde umhüllenden Gebilde verwachsen. Stengeläste ebenfalls quirlig, oft in großer Zahl, zwischen je zwei Blättern entspringend und den Grund des Blattzylinders durchbrechend. Assimilationsgewebe vorherrschend im Stamme. Sporophylle schildförmig, gestielt, quirlständig, am Ende der Sprosse ährenförmige, nur aus Sporophyllen bestehende Sporophyllstände (Abb. 234, Fig. 1) bildend, an der dem Stamme zugewendeten Seite 5 bis 12 sackförmige, nicht gestielte, sich mit einem Längsrisse öffnende Sporangien tragend (Fig. 4). Sporen rundlich, sämtlich von gleicher Gestalt. Die äußerste Haut der Sporen löst sich in Form von zwei schmalen, am Ende spatelförmig verbreiterten Schraubensäulen ab, welche an einer Stelle mit den Sporen verbunden bleiben, bei feuchter Luft sich um die Spore legen, bei Trockenheit sich wieder abrollen (Abb. 234, Fig. 5, 6). (Einrichtung zum Transporte durch den Wind, die bei dem Anlangen an einem feuchten, der Keimung günstigen Orte zu funktionieren aufhört.)

Equisetum. In zirka 30 Arten über einen großen Teil der Erde verbreitet, vorherrschend an feuchten Stellen oder im Wasser, manchmal Massenvegetation bildend. Einzelne Arten sind durch einen Sproßdimorphismus ausgezeichnet: die Frühjahrssprosse sind fertil, aber unverzweigt und chlorophyllarm; sie sterben nach der Sporenreife ab und ihnen folgen

sterile, reichverzweigte und chlorophyllreiche Sprosse, oder die Frühjahrssprosse selbst nehmen nach Abwerfen des Sporophyllstandes die Beschaffenheit der Sommersprosse an; ersteres bei *E. arvense*, „Acker-Schachtelhalm“, nördliche Hemisphäre, oft lästiges Unkraut (Abb. 234, Fig. 1 u. 2) und *E. macinum*,

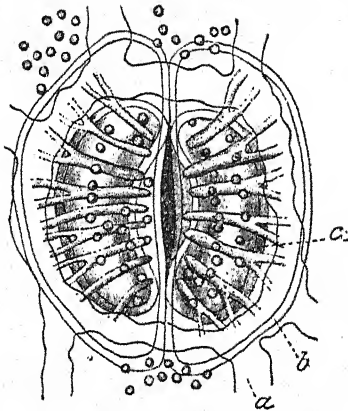


Abb. 235. Spaltöffnung von *Equisetum arvense*, a Epidermiszellenwände, b Wand des äußeren, c des inneren Schließzellenpaares; 670 fach vergr. — Nach Milde.

größte europäische Art; letzteres bei *E. silvaticum*, Europa, Nordamerika. — Fertile und sterile Sprosse gleich: *E. hiemale*, Europa, Asien, Nordamerika, mit zumeist unverzweigten Stämmen; in Europa ferner verbreitet: *E. palustre*, *limosum* u. a. — Die größte lebende Art ist *E. giganteum* (Südamerika), dessen Stämme bis 10 m lang werden, aber infolge ihres geringen Querdurchmessers nur an windgeschützten Stellen aufrecht zu stehen vermögen; die dicksten Stämme besitzt *E. Schaffneri* (Mexiko).

Die vegetativen Sprosse mehrerer Arten (besonders von *E. hiemale*) werden ihres Kieselsäuregehaltes halber als „Zinnkraut“ zum Polieren und Metallscheuern verwendet.

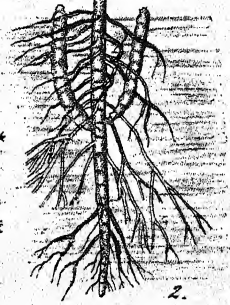
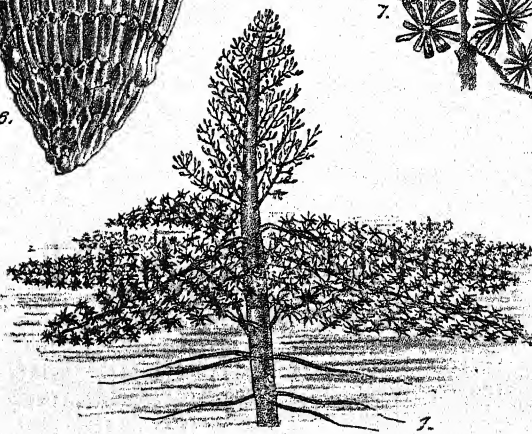
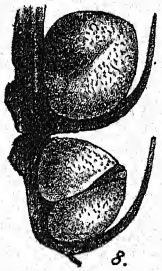
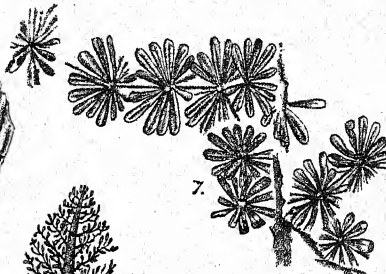
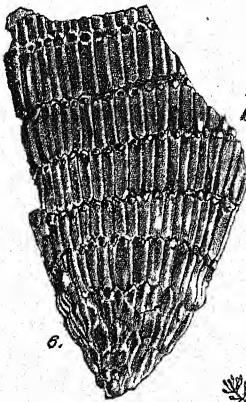
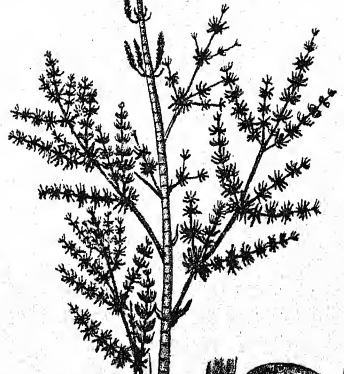
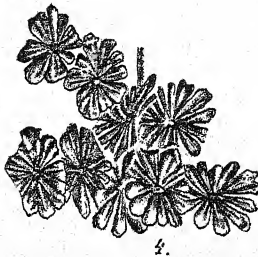
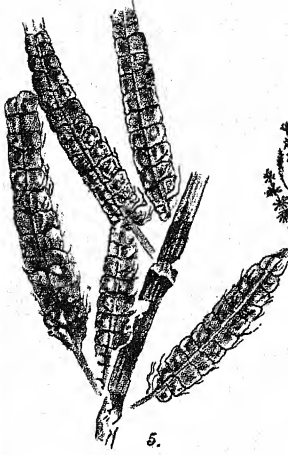
Fossile Equisetaceen, welche den heute lebenden ähneln, aber insbesondere durch bedeutendere Dimensionen und baumförmige Entwicklung sich vielfach von diesen unterscheiden, schon aus paläozoischen und mesozoischen Ablagerungen mit Sicherheit bekannt, z. B. *Equisetites arenaceus*, *Schizoneura*, *Phyllothea*.

2. Familie: *Calamariaceae* ⁽²⁾. (Abb. 236 u. 237.)

Ausschließlich fossil bekannt. Im allgemeinen den *Equisetaceae* sehr ähnlich sehend. Meist baumförmige Pflanzen mit quirliger Verzweigung. Stamm mit deutlichen Internodien, zentralem Marke, sekundärem Dickenwachstum und ansehnlicher Rinde. Blätter quirlig, ungeteilt, seltener geteilt, meist mit deutlicher Lamina, mit je einem Leitbündel, am Grunde oft scheidenartig verbunden. Sporophylle in ährenförmigen Sporophyll-

⁽²⁾ Weiss E., Steinkohlen-Calamarien. I. Abh. zur geolog. Spezialkarte v. Preußen, Berlin 1876. — Stur D., Calamarien der Schatzlärer Schichten. Abh. d. geolog. Reichsanstalt Wien, XI. Bd., 1877. — Williamson W. C. and Scott D. H., Further observ. on the organization of the fossil plants. Phil. Transact. of the Roy. Soc., vol. 185., p. II, 1895. — Seward A. C., Foss. pl. f. stud. of Bot. and Geol., vol. I., 1898. — Potonié H. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. 4., 1900. — Hickling G., The anat. of *Palaeostachya*. Ann. of Bot., XXI., 1907. — Jongmans W., *Equisetales* fossil. catalog. II., Plantae, 1915. — Scott D. H., The pres. pos. of palaeoz. Bot. Progr. rei bot., I., 1907 mit ausf. Literatur-Verz. v. E. A. N. Arber; Studies in foss. Bot., 3. Aufl., I., 1920. — Gothan W., Potoniés Lehrb. d. Pflanzenpaläont., 2. Aufl., 1921.

Abb. 236. *Calamariaceae*. — Fig. 1. *Calamites ramosus*; Rekonstruktion des Habitusbildes; verkl. — Fig. 2. *Calam. Schulzii*; Rekonstruktion des Habitusbildes; verkl. — Fig. 3. Stammstück von *Calam. alternans*; verkl. — Fig. 4 u. 7. Beblätterte Aststücke; verkl. — Fig. 5. Sporophyllstände von *Palaeostachya*; verkl. — Fig. 6. Stammbasis von *Calam. Suckowii*; verkl. — Fig. 8. Zwei Sporophylle, je über einem sterilen Blatte stehend, von *Palaeostachya*. — Fig. 1 bis 6 nach Stur, 7 u. 8 nach Schenk.



ständen, quirlig, schildförmig, mit mehreren Sporangien, oft mit Quirlen steriler Blätter abwechselnd. Sporangien heterospor oder isospor. Gametophyt unbekannt.

Häufige und für gewisse Stufen geradezu charakteristische Fossilien der paläolithischen Epoche (Karbon bis Perm), deren Teile lange Zeit nicht als zusammengehörig erkannt und unter den verschiedensten Namen beschrieben wurden, z. B. *Annularia* und *Asterophyllites*

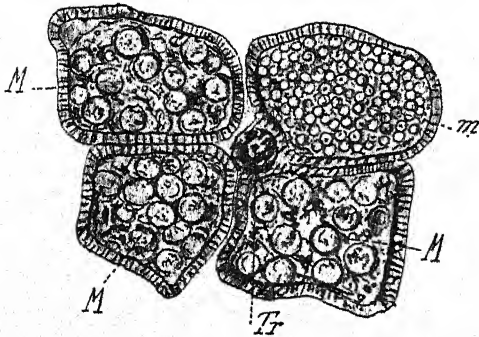


Abb. 237. Querschnitt durch ein Sporophyll von *Calamites* (*Calamostachys*) *Binneyana*; vergr. — Tr Träger, M Makrosporangien, m Mikrosporangium. — Nach Williamson und Scott.

für beblätterte Sprosse (Abb. 236, Fig. 4 u. 7), *Calamites*, *Calamodendron* u. a. für Stämme (Abb. 236, Fig. 3), *Palaeostachya*, *Macrostachya*, *Calamostachys* u. a. für Sporophyllstände (Abb. 236, Fig. 5). Eine definitive Systematik der zahlreichen Reste ist noch nicht möglich, sie lassen sich entweder unter dem Gattungsnamen *Calamites* vorläufig zusammenfassen oder nach dem anatomischen Baue des Stammes und dem Baue der Sporophyllstände in mehr minder provisorische Gattungen einteilen (*Protocalamites*, *Arthrodendron*, *Calamodendron* usw.).

Die nahe Verwandtschaft der *Calamariaceae* mit den *Equisetaceae* ist ganz zweifellos; die Stellung der Familien zueinander jedoch nicht ganz

sicher. Da die heterosporen Formen im allgemeinen als abgeleitete angesehen werden und an der Heterosporie mancher *Calamariaceen* nicht zu zweifeln ist, kann man nicht gut die *Equisetaceae* von den *Calamariaceae* ableiten, wenn auch die geologische Aufeinanderfolge dafür sprechen würde. Wahrscheinlich erscheint es, daß beide Familien Abkömmlinge gemeinsamer Vorfahren sind.

V. Klasse. Isoëtinae.

Charakteristik siehe S. 325.

Einzige Familie: *Isoëtaceae*⁶³. (Abb. 238.)

Vorherrschend Wasserpflanzen. Stamm kurz, ausdauernd und vielfach ein hohes Alter erreichend, mehr minder knollenförmig, mit zwei bis drei Längsfurchen, aus deren Rändern die dichotom verzweigten

⁶³ Hofmeister W., Beitr. zur Kennt. der Gef.-Kryptog. I. Abh. d. math.-phys. Kl. der sächs. Akad. d. Wissensch. Leipzig, 1852. — Braun A., Zwei deutsche *Isoetes*-Arten nebst Winken zum Aufsuchen ders. Verh. bot. Ver. Prof. Brandenb., III. u. IV., 1862. — Baker J. G., A synopsis of the species of *Isoetes*. Journ. of Bot., IX., 1880. — Motelay L. et Vendryès A., Monogr. d. *Isoeteae*. Arch. Soc. Linn. Bord., VI., 1882. — Engelmann G., The genus *Isoetes* in North-America. Transact. S. Louis Acad. of Sc., IV., 1882. — Farmer in Ann. of Bot., V., 1891. — Bower O. F., Studies in the morphology of spore producing members. Transact. Phil. Soc. London., vol. 185 B, 1895. — Campbell D. H., The struct. and developm. of the mosses and ferns. London 1895. — Smith W. O., Struct. and developm. of the sporophyll and sporang. of *Isoetes*. Bot. Gazette. XXIX., 1900. — Sadebeck R. in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., I., 4. Abt., 1900. — Fitting H., Bau und Entw. d. Makrosp. v. *Isoet.* usw. Bot. Zeitg., 1900. — Solms-Laubach H. Gr. in Bot. Zeitg., 1902. — Hill T. G., On the pres. of a parichn. in rec. pl. Ann. of

Wurzeln entspringen, unverzweigt, selten dichotom oder durch adventive Sprossungen sich verzweigend, mit zentralem Leitbündel und sekundärem Dickenwachstum. Blätter rosettenartig stehend, ohne flächig ver-

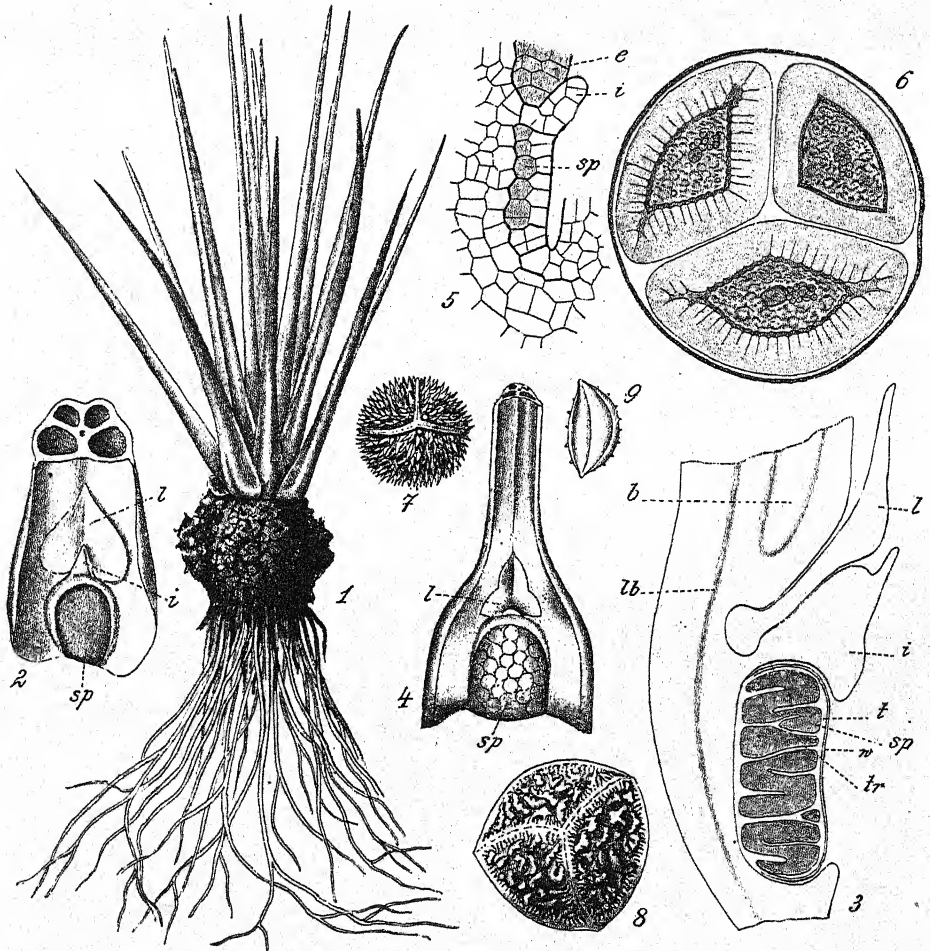


Abb. 238. *Isoëtaceae*. — Fig. 1. *Isoëtes lacustre*; nat. Gr. — Fig. 2. Basalteil eines Sporophylls dieser Art mit Mikrosporangium, von innen gesehen; etwas vergr. — Fig. 3. Dasselbe im Längsschnitte, stärker vergr.; *l* Ligula, *i* Lippe, *sp* Sporangium, *tr* trabeculae, *w* Wand, *b* Blatt, *lb* Leitbündel, *t* sporenbildendes Gewebe. — Fig. 4. Basalteil eines Sporophylls mit Makrosporangium von *I. echinosporum*; vergr. — Fig. 5. Anlage des Mikrosporangiums von *I. lacustre*; stark vergr.; Bezeichnungen wie bei Fig. 3. — Fig. 6. Querschnitt durch eine Makrosporentetrade von *I. Duriei*; 360fach vergr. — Fig. 7. Makrospore von *I. echinosporum*; vergr. — Fig. 8 Makrospore, Fig. 9 Mikrospore von *I. lacustre*; vergr. — Fig. 1, 2, 3 Original, 4, 7–9 nach Moteley et Vendryès, 5 nach Bower, 6 nach Fitting.

Bot., XVIII., 1904. — Shibata K., Stud. über die Chemot. d. *Isoëtes*-Spermatoz. Jahrb. f. wissensch. Bot., XLI., 1905. — Stokey A. G., The anat. of *Isoëtes*. Bot. Gaz., XLVII., 1909. — Lang W. H., Stud. in the morphol. of *Isoëtes* I u. II. Mem. and Proc. Manchester, Soc., LII., 1915. — Osborn T. G. B., Some observ. on *Is. Drum.* Ann. of Bot., XXXVI., 1922.

breiterte Lamina, allmählich zugespitzt, von vier gekammerten Luftkanälen durchzogen, nahe dem Grunde auf der Oberseite mit einem zungenförmigen Organe, der Ligula. An der Blattbasis finden sich rechts und links vom Leitbündel Schleimkanäle (aus Parenchymsträngen hervorgehend), welche an den Parichnos der *Lepidodendrales* (vgl. S. 341) erinnern. Sporophylle von den vegetativen Blättern kaum verschieden, an den älteren Teilen des Stammes stehend; die unteren Sporophylle tragen Makrosporangien. Sporangium groß, dem Blattgrunde unter der Ligula eingesenkt, oft zum Teile von einem hautartig vorgezogenen Blattgewebe (Indusium) (Abb. 238, Fig. 2) bedeckt. Das Blattgewebe zwischen Ligula und Sporangium springt oft als Höcker oder Zahn („Lippe“, Abb. 238, Fig. 2 u. 3⁴) vor. Die Sporangien sind von Strängen sterilen Gewebes („Trabeculae“) durchzogen und sind heterospor; sie springen nicht regelmäßig auf, sondern öffnen sich durch Fäulnis der Wand. Makro- und Mikrosporen zahlreich; erstere bedeutend größer. Die aus den Mikrosporen hervorgehenden ♂ Prothallien verlassen die Spore nicht und bilden nur ein bis zwei Prothalliumzellen und je ein Antheridium mit vier Spermatozoiden aus (Abb. 181, Fig. 6). Spermatozoiden polyciliat. Das kleine weibliche Prothallium entsteht im Innern der Makrospore und entwickelt an einer durch Reißen der Sporenwand frei werdenden Stelle einige wenige Archegonien, zumeist nur eines. Goebel beobachtete Entwicklung adventiver Pflanzen an Stelle von Sporangien (Aposporie).

Einzige Gattung: *Isoëtes* „Brachsenkraut“, in zirka 60 Arten über den größten Teil der Erde verbreitet, vorherrschend in Nordamerika und Europa. Die verbreitetsten europäischen Arten sind *I. lacustre* (Abb. 238, 1—3, 8, 9) und *I. echinosporum* (Abb. 238, Fig. 4 u. 7); eine größere Artenzahl bewohnt das Mediterrangebiet. — Die ansehnlichste Art ist die nordamerikanische *I. Engelmanni*. — Landbewohnend sind *I. Duriei* (mediterran) und *I. Hystrix* (mediterranes Gebiet und Westeuropa); beide Arten zeigen Anpassungen an das Landleben: Hüllen aus Niederblättern und persistierende Blattbasen.

Die systematische Stellung der *Isoëtaceae* ist eine noch nicht vollständig geklärte. Sie stimmen im gesamten Aufbau (Form und Stellung der Blätter, Stellung und Zahl der Sporangien usw.) mit den *Lycopodiinae* überein und werden deshalb zumeist als heterospore Typen an das Ende des Lycopodiinen-Systems, neben die *Selaginellales* als Abkömmlinge der *Lepidodendrales* gestellt, mit denen sie ja auch in dem Besitze der Ligula übereinstimmen. Gegen diese Verwandtschaft mit den Lycopodiinen sprechen aber vor allem drei Momente: 1. die polyciliaten Spermatozoiden, 2. der Bau der Leitbündel, 3. die Vorgänge bei Bildung des Embryo aus der Eizelle. Gerade diesen Merkmalen kommt aber in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht eine große Wichtigkeit zu, und in diesen Merkmalen nähern sich die *Isoëtaceen* den Filicinae, und zwar den eusporangiaten Formen derselben. Eine Einordnung unter die *Filicinae* ist andererseits doch wieder nicht möglich. Allen diesen Momenten wird derzeit am besten Rechnung getragen durch Auffassung als eine eigene Klasse.

Mit ziemlicher Sicherheit sind fossile *Isoëtaceen* seit der Kreide bekannt; ob der aus dem Rhätischen bekannt gewordene *Lycostrobus* hierher gehört, ist fraglich; ebenso verhält es sich mit der aus dem Buntsandstein stammenden *Pleuromeia*. Eine Klarstellung der beiden Typen wäre wertvoll, da ihre *Lepidodendrales*-Ähnlichkeit die Diskussion über die Stellung der *Isoëtinae* beeinflusst. Wenn Pl. wirklich die Sporangien auf der Unterseite der Sporophylle trug, dann steht sie wohl den *Isoëtinae* wie den *Lepidodendrales* ferne.⁶⁴)

⁶⁴) Vgl. Solms-Laubach H. in Bot.-Zeitung, 57, 1899. — Fitting H. in Ber. d. d. bot. Ges., XXV., 1907.

VI. Klasse. Filicinae; Farne im weiteren Sinne.

Charakteristik siehe S. 325⁶⁵⁾.

Das im folgenden dargestellte System der Farne beruht auf folgenden Anschauungen über die Phylogenie derselben: Unter den rezenten Farnen erscheinen die eusporangiaten Formen als die relativ ursprünglichsten (geringe Differenzierung des Sprosses, weniger ausgeprägte Dorsiventralität des Prothalliums, Sporangienbildung); die *Marattiales* einerseits, die *Osmundaceae* anderseits vermitteln den Übergang zu den leptosporangiaten Formen (vgl. auch S. 360); als Endglieder dieser erscheinen die *Hydropteridales* mit dimorphen Sporangien.

Die Paläontologie bestätigt diese Anschauung⁶⁶⁾. Die *Filicinae eusporangiatae* lassen sich sicher bis in das untere Karbon verfolgen; die *Filicinae leptosporangiatae* treten etwas später auf; die *Hydropteridales* sind erst aus der Trias bekannt. Die Vorläufer aller dieser Formen waren Farne, welche einerseits Beziehungen zu all den genannten Gruppen aufweisen, anderseits auch die Ableitung der *Cycadofilicinae* ermöglichen. In neuerer Zeit wurden alle diese Farne unter dem provisorischen Namen der *Primofilices*⁶⁷⁾ zusammengefaßt (*Zygopteris*, *Botryopteris*, *Stauropteris*, *Corynepteris* usw.).

Über die phylogenetische Herkunft der *Filicinae* überhaupt, insbesondere über die entwicklungsgeschichtliche Verschiedenheit derselben von den *Lycopodiinae* und *Equisetinae* vgl. das S. 323 Gesagte. Sie stellen am klarsten den Typus der makrophyllen Pteridophyten dar.

I. Unterklasse. Filicinae eusporangiatae.

Sporangien aus einer ganzen Gruppe von Blattzellen hervorgehend. Wand des reifen Sporangiums aus mehreren Zellschichten bestehend.

⁶⁵⁾ Allgemeine Literatur: Fée A. L. A., *Memoires sur la fam. des Fougères*. I.—XI. Straßburg 1844—1866. — Hofmeister W., *Vergleichende Untersuchungen*. Leipzig 1851. — Ettlinghausen C. v., *Die Flächenskelette der Farnkräuter*. Wien 1862—1864. — Kny L., *Über die Entwicklung des Prothalliums und der Geschlechtsorgane*. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, 1868. — Strasburger E. in *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, VII., 1869—1870. — Russow E., *Vergleichende Unters. über d. Leitbündelkryptogamen*. Petersburg 1872. — Sadebeck R., *Die Gefäßkryptogamen in Schenk*, *Handb. d. Bot.*, Breslau 1879—1880. — Goebel C., *Beitr. zur vergl. Entwicklungsgesch. der Sporangien*. *Bot. Zeitung*, 1880—1881. — Belajeff W., *Über Bau u. Entwicklung der Spermatozoiden der Gefäßkryptog.* *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 1889. — Campbell D. H., *The structure and developm. of the Mosses and Ferns*. London u. New-York 1895; 2. Aufl. 1905. — Göebel C., *Organographie der Pflanzen*. Jena 1898—1901; 2. Aufl. II. 1918. — Engler u. Prantl, *Nat. Pflanzenfam.*, I. 4., 1902. — Lotsy J. P., *Vortr. üb. bot. Stammesgesch.*, II. Bd., 1909. — Bower F. O., *Stud. in the phylog. of the Filic.* I.—VII. *Ann. of Bot.*, XXV.—XXXII., 1911—1918.

Systematische Literatur: Hooker W. J. et Baker J. G., *Synopsis Filicum*. London 1874. — Hooker W. J., *Species Filicum*. London 1846—1864. — Derselbe, *Icones Filicum*. London 1854. — Salomon C., *Nomenclator der Gef.-Kryptog.* Leipzig 1883. — Luerssen Ch., *Die Farnpflanzen in Rabenh. Kryptog.-Flora*, 2. Aufl. Leipzig 1884—1889. — Prantl K., *Das System. d. Farne. Arb. a. d. k. bot. Gart. Breslau*, I., 1892. — Christ H., *Die Farnkräuter der Erde*. Jena 1897. — Christensen C., *Index Filicum*, 1906; daselbst ausführliche Literaturnachweise; *Supplem. prelim.*, 1917. — Rosenstock E., *Beitr. z. Pteridophytenfl. Südbras.* Hedwigia, 1904—1906. — Christ H. in Wettstein R. und Schifffner V., *Exped. nach Südbras. Denkschr. Akad. Wien*, LXXIX., 1906. — Aldenwerelt W. K. van, *Malayan Ferns*. 1909.

⁶⁶⁾ Vgl. Arber E. A. N., *On the past history of the Ferns*. *Ann. of Bot.*, 1906.

⁶⁷⁾ Vgl. außer den auf S. 322 u. S. 323 zitierten paläontol. Handbüchern: Tansley A., *Lect. on the evol. of the Filic. vasc. syst.* *New. Phytol.*, 1907/08. — Kidston R., *On the*

1. Ordnung: *Ophioglossales*⁶⁸⁾.

Prothallium lange ausdauernd, knollen- oder walzenförmig (im letzteren Falle oft verzweigt), chlorophyllfrei, unterirdisch, die Geschlechtsorgane auf der Oberseite oder auf der Ober- und Unterseite tragend, meist mit symbiotischem Mycelium (Abb. 239, Fig. 1—4; Abb. 240), Embryo oft jahrelang unterirdisch lebend. Stamm in Form eines kurzen, aufrechten oder kriechenden Rhizoms, unverzweigt oder durch Adventivknospenbildung oder Dichotomie verzweigt. Leitbündel kollateral, schwaches sekundäres Dickenwachstum bei einzelnen Formen durch Kambiumtätigkeit. Wurzeln einfach oder gabelig; gelegentlich mit Adventivsproßbildung. Am Scheitel des Stammes entsteht eine kleine Anzahl von Blättern (manchmal in einer Vegetationsperiode nur eines), die zumeist frühzeitig in je einen fertilen und einen sterilen Abschnitt geteilt sind. Die Trennungsstelle liegt in verschiedener Höhe des ausgebildeten Blattes; manchmal finden sich mehrere fertile Abschnitte; wenn nur ein fertiler Abschnitt vorhanden ist, geht er von der Mediane des sterilen aus, und zwar an der der Achse zugewendeten Seite. Die sterilen Abschnitte sind einfach, handförmig oder fiederig geteilt; die fertilen sind meist einfacher als jene und weisen eine Reduktion der Assimilationsgewebe auf. Die Blätter sind in der Jugend nur wenig eingekrümmt. Sporangien stehen am Rande

orig. of the adax.-curv. leaf trace in the Filic. Proceed. Roy. Soc. Edinb., XXVIII., 1908. — Bower F. O., The orig. of a Land Fl., 1908. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909. — Bertrand P., Et. s. la fronde des Zygopt. Lille 1909; L'étude anat. d. foug. Progr. rei bot., IV., 1911. — Kidston R. and Gwynne-Vaughan D. T., On the foss. *Osmundae*. I.—V. Transact. Roy. Soc. Edinb., vol. XLV.—L., 1907—1914. — Nahezu gleichbedeutend mit dem Arberschen Namen *Primofilices* sind die Namen *Inversicatenales* (Bertrand) und *Coenopterideae* (Seward).

⁶⁸⁾ Hofmeister W., Über d. Ophioglossaceen. Abh. d. sächs. Ges. d. Wissensch., V., S. 657, 1852. — Mettenius G., Filices horti botan. Lipsiensis. Leipzig 1856. — Milde J., Monographie der deutschen Ophioglossaceen. Progr. d. Realschule in Breslau, 1856. — Holle G., Über Bau u. Entw. der Vegetationsorg. d. Ophiogl. Bot. Ztg., 1875. — Prantl K., Beitr. zur System. d. Ophiogl. Jahrb. d. bot. Gart. u. Mus. Berlin, III., S. 297, 1884. — Bower F. O., Studies in the morphol. of spore-produc. members. Proc. Roy. Soc. London 1891 et Philos. Transact. 1896. — Jeffrey E. C., The gametophyte of *Botrychium virginianum*. Transact. of the Canad. Inst., V., 1896/97. — Bitter G., *Ophioglossaceae* in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., 4. Abt., 1900. — Lang W. H., On the proth. of *Ophiogl. pend.* and *Helminthost.* Ann. of Bot., XVI., 1902; Stud. in the morph. and anat. of *Ophiogl.* I.—III. Ann. of Bot., XXVII.—XXIX., 1913—1915. — Bruchmann H., Üb. d. Proth. u. d. Keimpfl. v. *Ophiogl. vulg.* Bot. Ztg., 1904; Üb. d. Proth. u. d. Sporenpfl. v. *Botr. Lun.* Flora, XCVI., 1906. — Cardiff J. D., Devel. of sporang. in *Botrych.* Bot. Gaz., XXXIX., 1905. — Lyon H. L., A new gen. of *Ophiog.* Bot. Gaz., XL., 1905. — Beer R., On the devel. of the spores of *Helminth.* Ann. of Bot., XX., 1906. — Campbell D. H., Stud. on the *Ophiog.* Ann. d. Jard. bot. Buitenz., XXI., 1907; The *Eusporangiatæ*. Comp. morph. of *Ophiogl.* and *Maratt.* Carnegie Instit., 1911. — Burlingame L., The sporang. of *Ophiog.* Bot. Gaz., XLIV., 1907. — Chrysler M. A., The nat. of the fert. spike in the *Ophiog.* Ann. of Bot., XXIV., 1910. — Land W. J. G. A protocorm of *Ophiog.* Bot. Gaz., LII., 1911. — Petry L. C., Branch. in the *Ophiog.* Bot. Gaz., LIX., 1915. — Pfeiffer N. E., The proth. of *Ophiog. vulg.* Bot. Gaz., LXI., 1916.

der fertilen Blattschnitte, besitzen eine mehrschichtige Wand, springen schließlich durch Quer- und Längsrisse auf und zeigen keinen Ring.

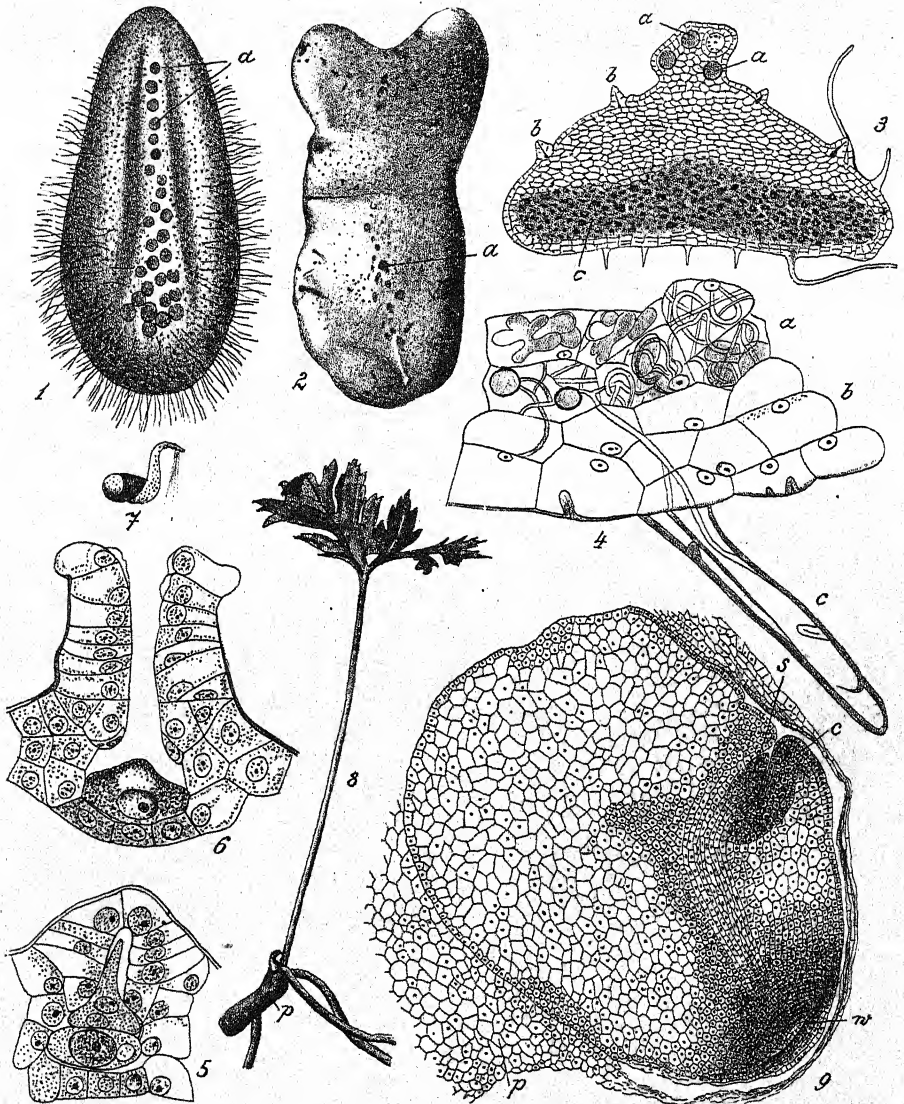


Abb. 239. *Botrychium virginianum*. — Fig. 1. Junges Prothallium von oben; 16fach vergr. — Fig. 2. Älteres Prothallium von oben; 4fach vergr. — Fig. 3. Querschnitt durch ein Prothallium; *a* Antheridien (ebenso in Fig. 1 u. 2), *b* Archegonien, *c* mycelführende Schicht; 16fach vergr. — Fig. 4. Periphere Partie von der Unterseite eines Prothalliums; *a* mycelführendes, *b* pilzfrees Gewebe, *c* Rhizoid; 250fach vergr. — Fig. 5. u. 6. Archegonium; 250fach vergr. — Fig. 7. Spermatozoid; 1000fach vergr. — Fig. 8. Junger Sporophyt mit Prothallium (*p*); etwas verkl. — Fig. 9. Embryo, *w* Wurzel, *c* Cotyledo, *s* Sproßanlage, *p* Prothallium; 50fach vergr. — Nach Jeffrey.

Einzige Familie: *Ophioglossaceae* (Abb. 239—241.)

*Ophioglossum*⁶⁹). Fertile Abschnitte lineal mit zwei Reihen von Sporangien; sterile ungeteilt oder gelappt (Abb. 241, Fig. 1—4). Erdbewohnende Arten in den tropischen und extratropischen Gebieten beider Hemisphären, z. B. *O. vulgatum* in der nördlichen Hemisphäre verbreitet. Epiphyten in den Tropen, z. B. *O. palmatum*, *O. pendulum*. — *Botrychium*⁷⁰). Fertile Abschnitte meist fiederig geteilt mit zwei Reihen von Sporangien; sterile Abschnitte fiederig (Abb. 241, Fig. 6). Erdbewohnend. *Botr. Lunaria* in der nördlichen Hemisphäre weit verbreitet; ebenso *B. virginianum* (in Europa seltener). — *Helminthostachys*. Fertile Abschnitte ährenähnliche Bildungen darstellend, an denen an kurzen Seitenlappen die

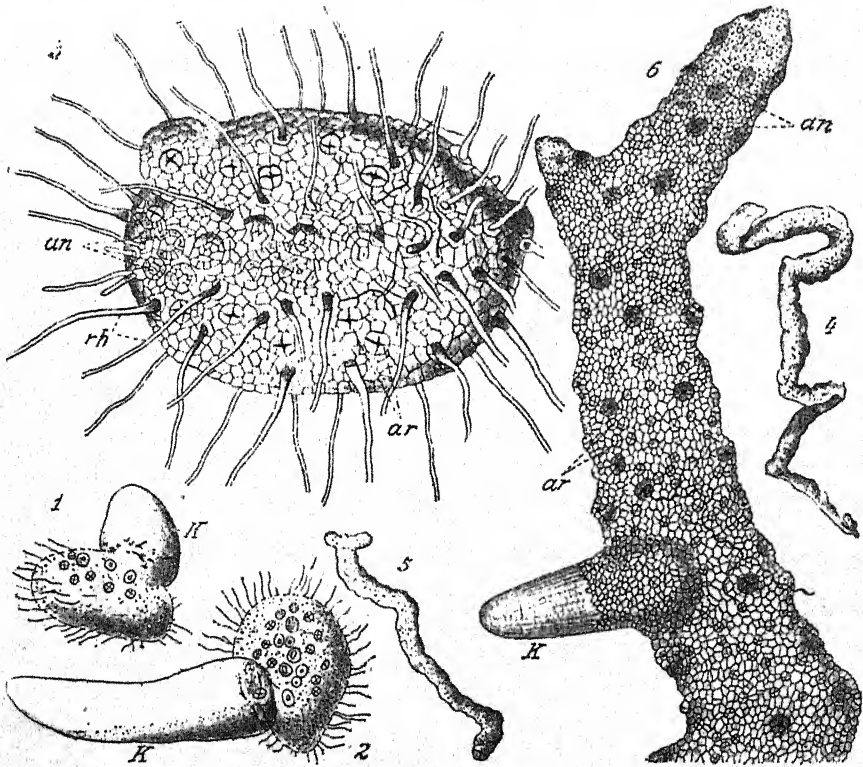


Abb. 240. *Ophioglossaceae*. — Fig. 1—3. Prothallien von *Botrychium Lunaria*. — Fig. 4—6. Prothallien von *Ophioglossum vulgatum*. — Fig. 1, 2, 4, 5 schwach, 3 u. 6 stark vergr. — K Keimling, an Antheridien, ar Archegonien, rh Rhizoiden. — Nach Bruchmann.

Sporangien stehen. *H. ceylanica* im tropischen Asien und Polynesien, von den Eingeborenen als Nahrungsmittel verwendet (Abb. 241, Fig. 10—12).

Fossile Reste, die mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit den *O.* zuzuzählen sind, aus dem Perm und Keuper.

⁶⁹) Luerssen Ch., *Ophioglossum*. Journ. d. Mus. Godeffroy, II., S. 235. — Britton E. G., A revision of the North-Americ. spec. of *Ophioglossum*. Bull. Torr. Cl., 1897.

⁷⁰) Milde J., Index Botrychiorum. Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1868. — Derselbe, Monographia Botrychiorum, a. a. O., 1869 u. 1870. — Eine Reihe von Arten wurde von H. Lyon zur Gattung *Sceptridium* vereinigt.

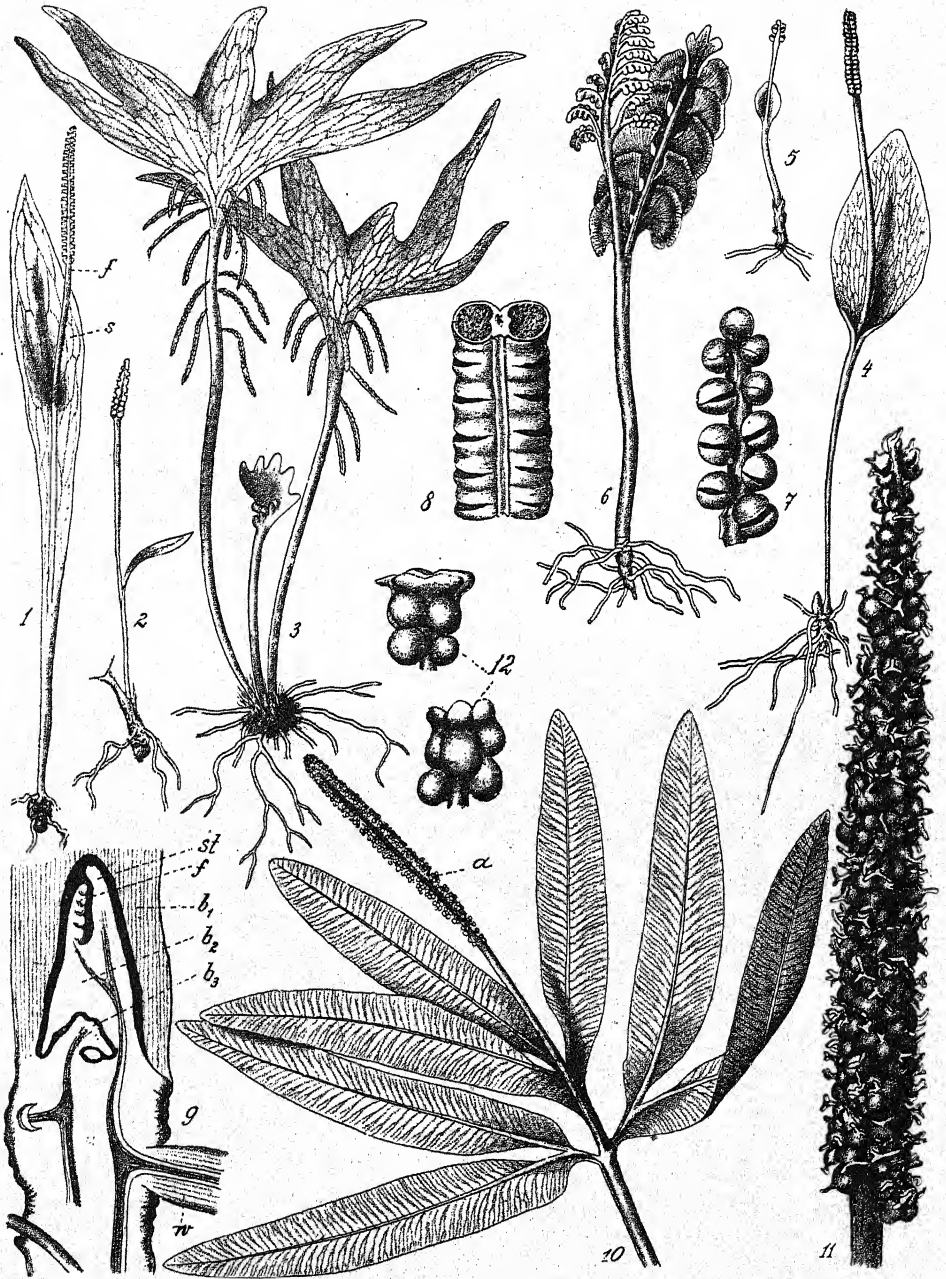


Abb. 241. Sporophyten von Ophioglossaceen. — Fig. 1. *Ophioglossum intermedium*, f fertiler, s steriler Abschnitt; verkl. — Fig. 2. *O. lusitanicum*; nat. Gr. — Fig. 3. *O. palmatum*; verkl. — Fig. 4. *O. vulgatum*; verkl. — Fig. 5. *Botrychium simplex*; nat. Gr. — Fig. 6. *B. Lunaria*; verkl. — Fig. 7. Stück eines fertilen Blattabschnittes von *B. Lunaria*; etwas vergr. —

Fig. 8. Dasselbe von *O. palmatum*; etwas vergr. — Fig. 9. Längsschnitt durch die Sproßspitze von *B. Lunaria*; b_1, b_2, b_3 drei im Alter aufeinanderfolgende Blätter, *f* fertiler, *st* steriler Abschnitt von b_2 , *w* Wurzel; vergr. — Fig. 10. *Helminthostachys ceylanica*, etwas verkl., *a* fertiler Abschnitt; Fig. 11 der letztere vergr.: Fig. 12. Sporangophore davon, stärker vergr. — Fig. 1, 2, 4, 5, 10 Originale, 3 u. 8 nach Bitter in Nat. Pflanzenfam., 6 nach Sachs, 9 nach Holle, 11 u. 12 nach Goebel.

2. Ordnung. *Marattiales*.

Prothallium flächenförmig, aber relativ dick und insbesondere im medianen Teile aus zahlreichen Zellschichten gebildet, verhältnismäßig lange ausdauernd, chlorophyllhaltig, herzförmig oder mehrfach gelappt, mit endophytischen Mycelien. Antheridien auf Ober- und Unterseite, Archegonien nur auf der Unterseite. Stamm kurz, aufrecht, oder kriechendes Rhizom; manchmal von bedeutenden Dimensionen. Leitbündel konzentrisch, am Querschnitte ringförmig angeordnet. Wurzelbildung gering; die unter der Vegetationsspitze entspringenden Wurzeln wachsen, bevor sie hervortreten, im Gewebe der Rinde und der Blattbasen herab. Blätter ansehnlich, selten einfach, meist gefiedert oder (*Kaulfussia*) handförmig geteilt, am Grunde des Stieles mit zwei großen nebenblattartigen Bildungen, in der Jugend eingerollt, an der Basis der Fiedern mit gelenkartigen Verdickungen. Anatomische Eigentümlichkeiten: „Staubgrübchen“ an den Nebenblättern und Blattstielen, Schleimgänge, Kieselkörper insbesondere in den Epidermiszellen der Blattunterseite. Sporangien auf der Unterseite der Blätter; sie besitzen eine vielschichtige Wand und sind entweder zu vielfächerigen Synangien verbunden oder voneinander getrennt; sie öffnen sich durch einen ventralen Längsriß oder durch einen apikalen Porus. Sporangien, respektive Synangien häufig von einem Indusium umgeben. Ring bei einzelnen Formen (*Angiopteris*) angedeutet.

Die *Marattiales* nehmen zwischen den *Ophioglossales* und den *Filicales* eine bemerkenswerte Zwischenstellung ein. Den ersteren nähern sie sich durch den Bau der Prothallien, die Stellung der Geschlechtsorgane und die vielfächerigen Abschnitte der fertilen Blätter (Synangien), den letzteren durch die Tendenz der Auflösung der Synangien in einzelne Sporangien, durch den Bau der Blätter und Leitbündel. Die „Nebenblätter“ dürften als Bildungen aufzufassen sein, welche den fertilen Blattabschnitten der *Ophioglossales* entsprechen; sie entstehen an der Ventralseite der Blattanlagen als ungeteilte Gebilde, die erst später in je zwei Lappen getrennt werden (Abb. 242, Fig. 5 u. 6). Das Vorkommen steriler Blätter mit reduziertem fertilem Abschnitte bei einzelnen *Botrychium*-Arten, das gelegentliche Auswachsen der „Nebenblätter“ zu gefiederten Blattgebilden bei *Marattiales* spricht für diese Deutung. Bei dieser Auffassung verlieren die „Nebenblätter“ ihren mit den morphologischen Verhältnissen der übrigen Pteridophyten schwer vereinbaren Charakter und nähern die *M.* den *Ophioglossales*.

Im Palaeozoicum scheint die Ordnung viel reicher gegliedert gewesen zu sein; es sind schon zahlreiche wohl sicher hieher gehörende Reste festgestellt worden. Die als *Psaronius* bekannten fossilen Stämme gehörten wahrscheinlich Repräsentanten dieser Ordnung an⁷¹⁾.

⁷¹⁾ Vgl. Rudolph K., Psaronien u. Marattiaceen. Denksch. d. k. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., LXXVIII., 1905. — Solms-Laubach H., Der tiefschw. *Psar. Haiding.* usw. Zeitschr. f. Bot., III., 1911.

Einzig Familie: *Marattiaceae*⁷²⁾. (Abb. 242.)

Tropenbewohner. *Danaea* (Abb. 242, Fig. 12) (= *Misonymus*). Syngangien mit apikalen Öffnungen der Fächer, fast die ganze Unterseite der fertilen Blätter bedeckend. Neotropisch.

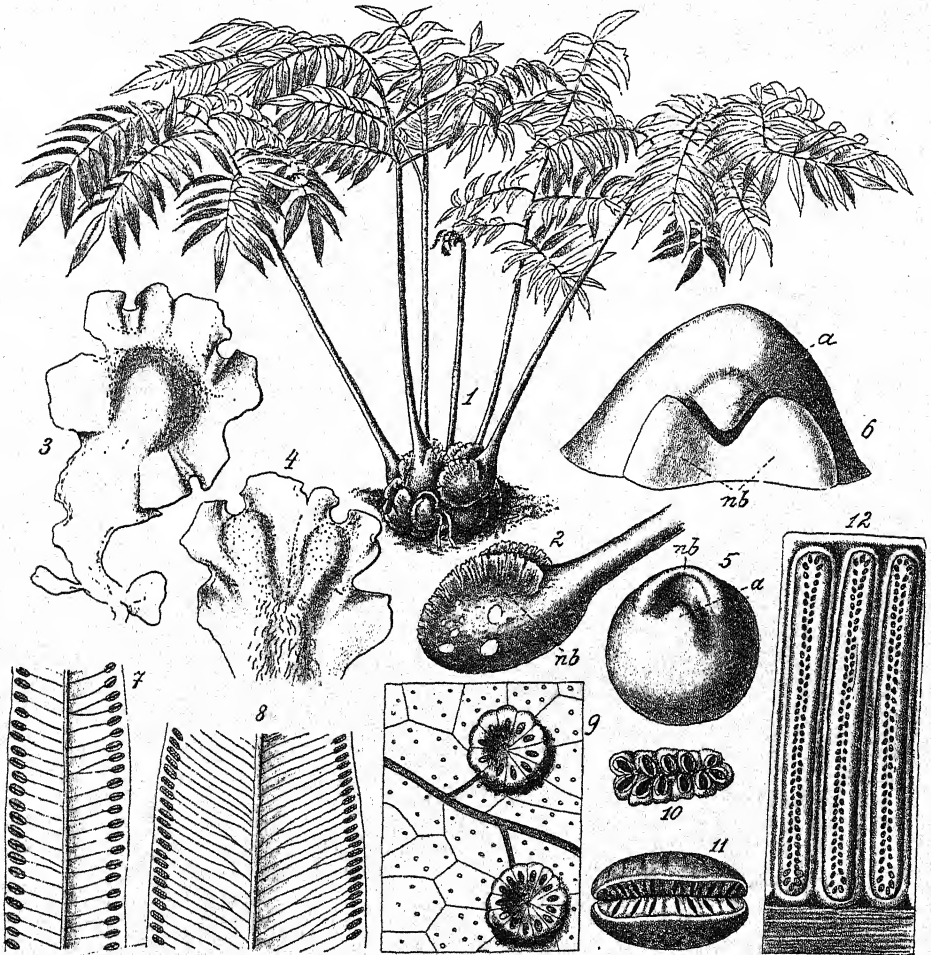


Abb. 242. *Marattiales*. — Fig. 1. *Angiopteris evecta*; stark verkl. — Fig. 2. Blattstielbasis mit „Nebenblättern“ (nb) davon; verkl. — Fig. 3. Prothallium von *Marattia Douglasii*. — Fig. 4. Stück eines solchen von der Unterseite gesehen; 2fach vergr. — Fig. 5 u. 6. Blattanlagen von *Angiopteris evecta*, a Anlage der Lamina, nb der „Nebenblätter“; 20fach vergr. — Fig. 7. Blattstück von *Marattia fraxinea*; nat. Gr. — Fig. 8. Dasselbe von *Angiopteris evecta*; nat. Gr. — Fig. 9. Von *Kaulfussia aesculifolia*; vergr. — Fig. 10. Synangium von *Angiopteris*. — Fig. 11. Von *Marattia*. — Fig. 12. Synangien von *Danaea*; vergr. — Fig. 1, 2, 7, 8, 10–12 Originale, Fig. 3 u. 4 nach Campbell, 5 u. 6 nach Bower, 9 nach Bitter in Natürl. Pflanzenfam.

⁷²⁾ De Vriese W. H. et Harting P., Monogr. d. Marattiaceés. Leiden und Düsseldorf 1853. — Bower F. O., Stud. in the morph. of spore-prod. memb. III. Phil. Transact. Roy. Soc., 1897. — Bitter G. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., 4. Abt.,

— *Marattia* (Abb. 242, Fig. 7 u. 11). Synangien oval, zweiklappig aufspringend, an der Innenseite mit den Längsspalten der Fächer. Paläotropisch: *M. farinea*; neotropisch: *M. cicutifolia*. — *Kaulfussia*, Synangien kreisrund mit Längsspalten der Fächer (Abb. 242, Fig. 9). *K. aesculifolia*. — *Angiopteris*, Sporangien fast frei, in elliptischen Synangien, an der Innenseite aufspringend. Den leptosporangiaten Farne am meisten ähnelnd. Paläotropisch: *A. erecta* (Abb. 242, Fig. 1, 2, 10). Blatkissen und Nebenblätter liefern leicht Adventivsprosse⁷³⁾.

2. Unterklasse. Filicinae leptosporangiatæ.

Sporangien aus einer einzigen Blattepidermiszelle hervorgehend. Wand des reifen Sporangiums nur aus einer Zellschicht bestehend.

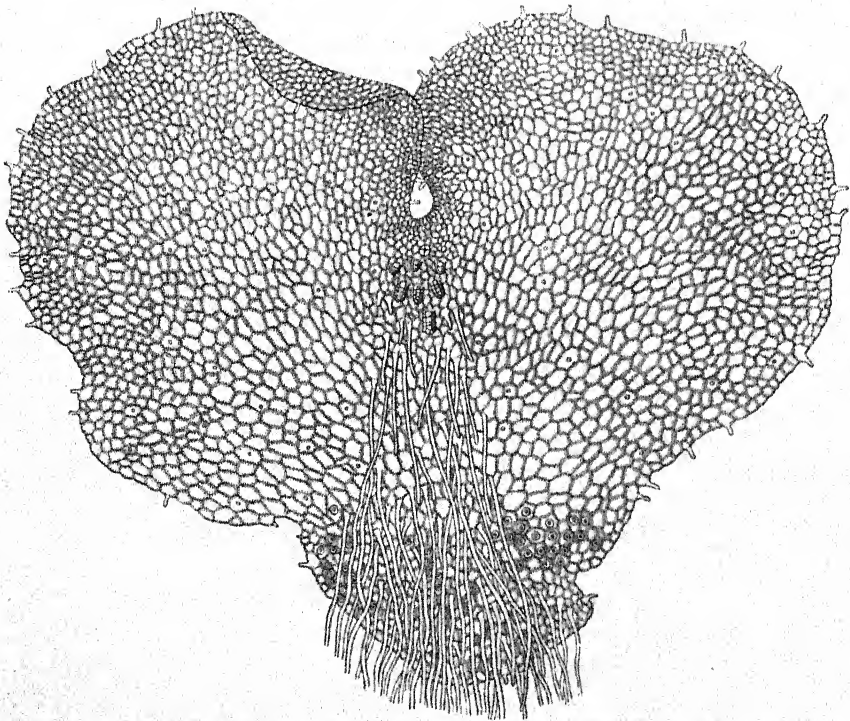


Abb. 243. Prothallium eines leptosporangiaten Farnes (*Dryopteris*) von der Unterseite gesehen, mit Rhizoiden, Archegonien im oberen, Antheridien im unteren Teile. — 25fach vergr.

— Nach Kny.

1. Ordnung. Filicales, Farne im engeren Sinne.

Prothallium chlorophyllhaltig, meistens flach, herzförmig, die 1900 und die dort zitierte Literatur. — Shove R. F., On the struct. of the stem of *Angiopt.* Ann. of Bot., XIV., 1900. — Brebner G., On the anat. of *Danaea* and oth. *Marattiac.* Ann. of Bot., XVI., 1902. — Gwynne-Vaughan D. T., On the anat. of *Archangiopt.* Ann. of Bot., XIX., 1905. — Campbell D. H., in Ann. jard. bot. Buitenz., XXII., 1908. — West C., A contrib. to the stud. of *Marattiac.* Ann. of Bot., XXXI., 1917. — Hayata B., *Protomarattia*, a new gen. of *Maratt.* Bot. Gaz., LXVII., 1919. — Hieronymus G., Bem. z. Kenntn. d. Gttg. *Angiopt.* Hedwigia, LXI., 1919.

⁷³⁾ Raciborski M. in Anz. Akad. d. Wiss. Krakau, 1902.

Geschlechtsorgane auf der Unterseite tragend (Abb. 243). Die Entwicklung⁷⁴⁾ beginnt oft mit einem fadenförmigen, dem Protonema der Bryophyten

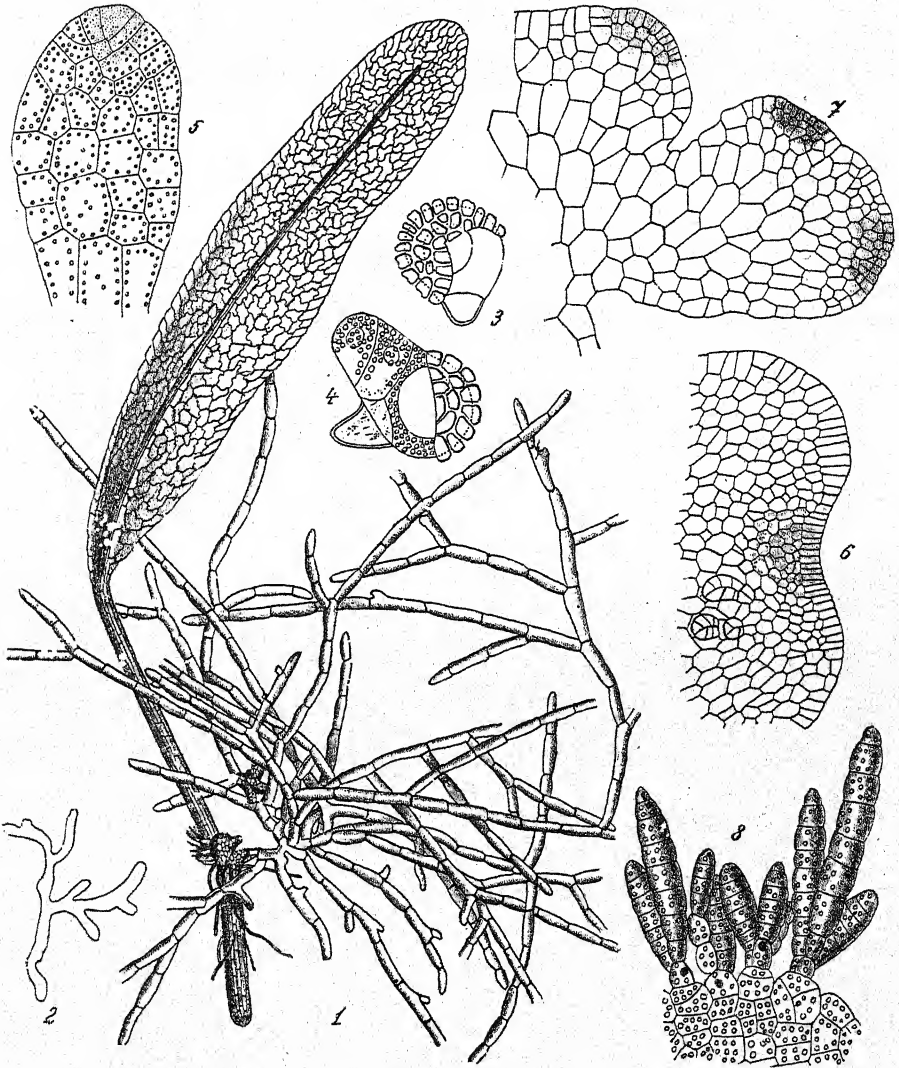


Abb. 244. Prothalliumbildungen von leptosporangiaten Farnen. — Fig. 1. Prothallium von *Trichomanes rigidum* mit Archegoniophoren, von denen der untere bereits einen kleinen Sporophyten trägt; 40fach vergr. — Fig. 2. Prothallium von *Hymenophyllum dilatatum*; 10fach vergr. — Fig. 3–6. Entwicklung des Prothalliums von *Polypodium vulgare*; Fig. 3 u. 4 Keimungsstadien; Fig. 5 Stadium mit Scheitelzelle; Fig. 6 Stadium mit Meristem; stark vergr. — Fig. 7. Prothallium von *Vittaria amboinensis* mit beginnender Verzweigung; stark vergr. — Fig. 8. Stück des Randes vom Prothallium von *Vitt. elongata* mit Brutkörpern; stark vergr. — Nach Goebel.

⁷⁴⁾ Vgl. Jakowatz A., Vergleichende Unters. an Farnproth. Sitzber. d. Akad. Wien, CX. Bd., 1901. — Lampa E., Üb. d. Entw. einiger Farnproth. A. a. O., CX. Bd., 1901

homologen Anfangsstadium. Seltener sind mannigfach gelappte oder fadenförmige, verzweigte, die Geschlechtsorgane an eigenen vielzelligen Abschnitten tragende Prothallien (letzteres bei den *Hymenophyllaceae*) (Abb. 244). Bei manchen Formen entstehen Brutkörper an den Prothallien (Abb. 244, Fig. 8). Archegonien und Antheridien eingesenkt oder wenig aus dem Prothallium hervorragend (Abb. 245)⁷⁵. Ausnahmsweise kommt es zur Ausbildung belätterter Pflanzen auf dem Prothallium ohne Befruchtung (Apogamie)⁷⁶;

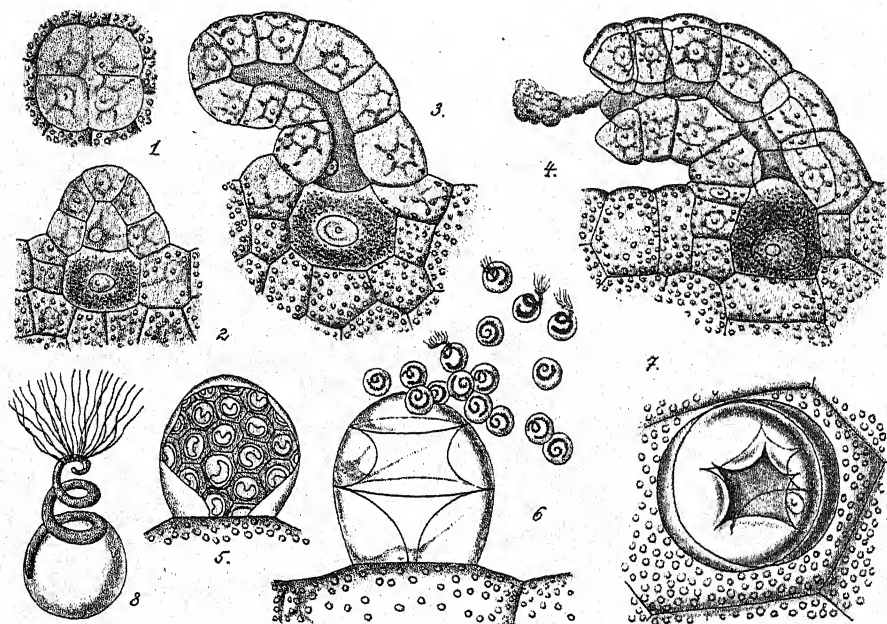


Abb. 245. Archegonien und Antheridien von *Dryopteris Filix mas.* — Fig. 1—4. Entwicklung des Archegoniums. — Fig. 5. Reifes Antheridium. — Fig. 6. Dasselbe im Momente der Entleerung. — Fig. 7. Dasselbe entleert, von oben. — Fig. 8. Spermatozoid. — Alle Figuren stark vergr. — Nach Kny.

dabei kann der ganze Sporophyt so reduziert sein, daß scheinbar Sporangien direkt am Prothallium entstehen (Abb. 247).

und die in beiden Arbeiten zit. Literatur. — Perrin G., Rech. s. l. proth. d. Polypod. Thèse fac. d. sc. Paris, 1908. — Schussnig B., Die Entw. d. Proth. v. *Anogr. leptoph.*, Österr. bot. Zeitschr., 1913.

⁷⁵) Über den Bau der Sexualorgane u. den Befruchtungsvorgang vgl. Yamanouchi S., Spermatozen., oog. and fert. in *Nephrodium*, Bot. Gaz., XLV., 1908, u. die dort zitierte Literatur.

⁷⁶) Über Apogamie und Aposporie der Farne vgl.: De Bary A. in Bot. Ztg., 1878. — Bower F. O., On apospory and allied phenomena. Transact. of Linn. Soc., ser. 2., vol. II., 1881—87. — Lang W. H., On apogamy and the devel. of sporang. upp. Fern-proth. Phil. Transact. Roy. Soc., ser. B., 190., 1898. — Farmer J. B., Moore J. E. S., Digby L., On the cytol. of apog. a. aposp. Proc. of the Roy. Soc. Lond., LXXI., 1903; Ann. of Bot., XXI., 1907. — Goebel K., in Flora, 95: Bd., 1905. — Woronin H., in Flora, 98. Bd., 1908. — Mottier D. M., Beob. üb. einige Farnproth. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI., 1915.

Die normale Entwicklung des Sporophyten erfolgt nach Befruchtung der Eizelle eines Archegoniums (Abb. 246); zumeist entsteht auf jedem Prothallium nur ein Sporophyt, dessen Anlage bald Gliederung in die primäre Wurzel, in den der Ernährung des Embryo dienenden „Fuß“, in die Sproßanlage und in das erste, von den späteren Blättern abweichende Blatt

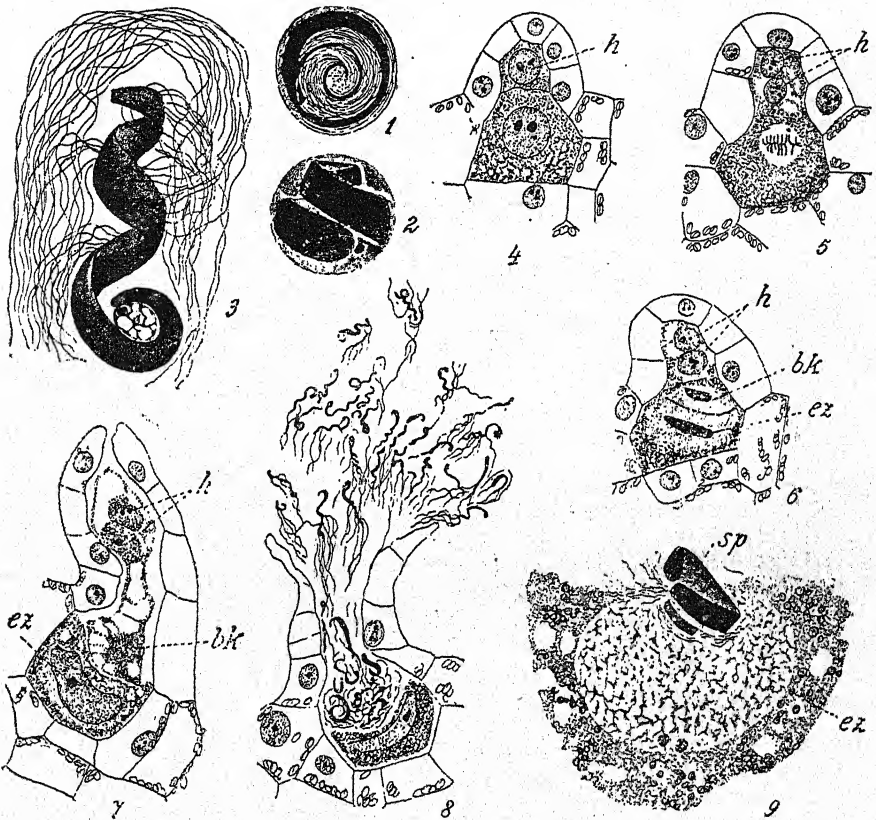


Abb. 246. Archegonienbildung, Spermatozoidenbau und Befruchtung von *Dryopteris mollis*. — Fig. 1 u. 2. Spermatozoid, noch in der Mutterzelle. — Fig. 3. Spermatozoid. — Fig. 4 bis 7. Entwicklung des Archegoniums; *h* Halskanalzellen, *bk* Bauchkanalzelle, *ez* Eizelle. — Fig. 8 u. 9. Befruchtungsvorgang, *sp* Spermatozoid. — Stark vergr. — Nach Yamanoichi.

(Cotyledo) zeigt (Abb. 248). Stamm aufrecht, allseits Blätter und Wurzeln abgebend und dabei oft beträchtliche Dimensionen erlangend (Baumfarne) oder rhizomartig, mehr minder horizontal verlaufend und dann im oberen Teile Blätter, im unteren Wurzeln abgebend oder endlich klimmend. Scheitelzelle wenigstens anfangs stets vorhanden. Verzweigungen in bezug auf den Ort des Auftretens vom Blatte meist unabhängig, in der Regel spärlich und

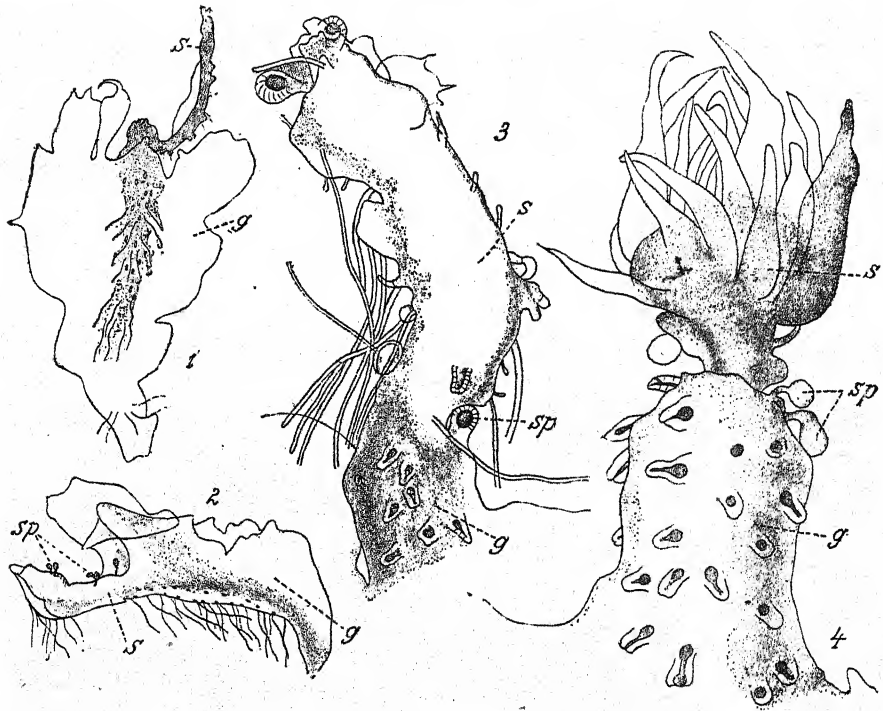


Abb. 247. Abnorme Ausbildung des Sporophyten bei Farnen. Reduktion desselben, so daß die Sporangien direkt auf dem Prothallium zu entspringen scheinen. — Fig. 1 bis 3. *Dryopteris dilatata*. — Fig. 4. *Phyllitis Scolopendrium*. — *g* bedeutet in allen Fällen den Gametophyten oder Teile desselben, *s* den Sporangien. — Etwas vergr. — Nach Lang.

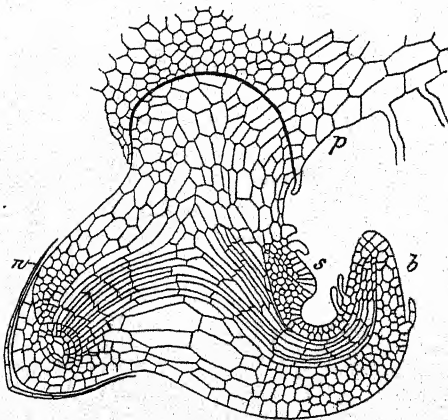


Abb. 248. Anlage des Sporophyten von *Pteridium aquilinum* an der Unterseite des Prothalliums *p*; *w* Wurzelanlage, *s* Sproßanlage, *b* Cotyledo; der an das Prothallium angrenzende Teil ist der Fuß; stark vergr. — Nach Hofmeister.

vielfach den Charakter von Regenerations- oder Vermehrungs-sprossen besitzend.

Leitbündel des Stammes niemals mit sekundärem Dickenwachstum, entweder nur einen zentralen Strang bildend (Jugendformen, *Hymenophyllaceae*, einzelne *Schizaeaceae*) oder (häufiger) einen mannigfach durchbrochenen Hohlzylinderbildend, von welchem am Grunde von Lücken Stränge in die Blätter abgehen, die oft noch ein größeres Stück im Stamme verlaufen und ein Strangsystem der Rinde (Abb. 249, Fig. 2*b*) bilden; bei manchen Formen kommen noch Bündel im zentralen Mark hinzu (Abb. 249, Fig. 2*l*).

Blätter (Wedel) in der Jugend eingerollt und zumeist, gleichwie die Stämme, mit schuppen-, seltener haarförmigen Trichomen (Spreuschuppen) bedeckt; meist im Verhältnis zum Stamme groß, häufig geteilt, mit lange andauerndem Spitzenwachstum. Alle Blätter gleich oder die sporangientragenden (Sporophylle) von den sterilen (Trophophylle) verschieden; auch bei den Trophophyllen kommt wieder zuweilen Dimorphismus vor (z. B. humus- und wassersammelnde Nischenblätter und assimilierende Trophophylle bei Epiphyten; Abb. 250, Fig. 1 u. 2). Von assimilierenden Blattfiedern durch feinere Teilung und anderen Bau abweichende, basale Fiedern werden als Aphlebien⁷⁷⁾ bezeichnet (*Cyatheaaceae*). Aufbau der Blätter anfangs (seltener dauernd) durch eine Scheitelzelle, später meist

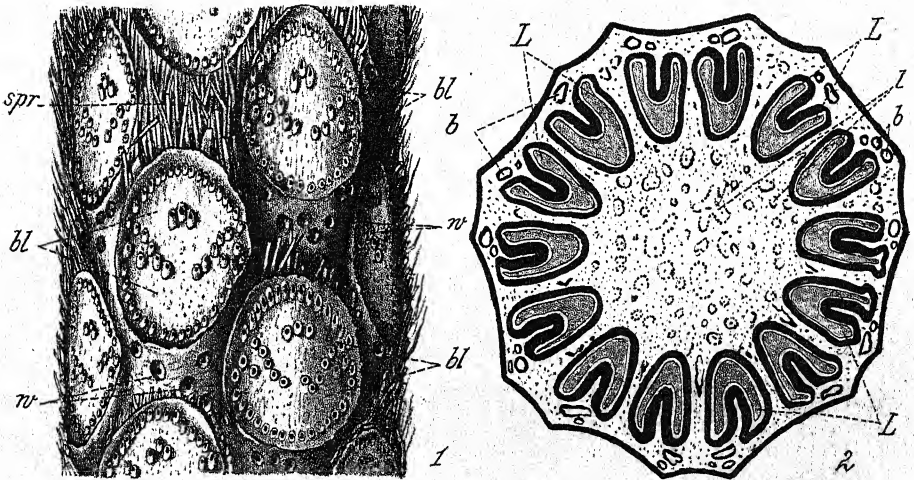


Abb. 249. Stamm einer *Alsophila*. — Fig. 1. Oberflächenansicht, *bl* Blattnarben, *w* Wurzelnarben, *spr* Spreuschuppen; etwas verkl. — Fig. 2. Querschnitt. *L* Leitbündel des den Stamm durchziehenden Hohlzylinders, *l* akzessorische Bündel im Mark, *b* in die Blätter einlaufende Bündel; etwas verkl. — Original.

Randmeristem. Verlauf der Leitbündel im Blatt außerordentlich mannigfaltig und systematisch verwertbar⁷⁸⁾ (Abb. 251). In anatomischer Hinsicht sind die Blätter von jenen der Blütenpflanzen schon wenig verschieden.

Primäre Wurzeln nur an jungen Pflanzen; später vorherrschend Adventivwurzelsbildung; solche hüllen über den Boden hervorragende Stämme oft vollständig ein; Wurzeln fehlen vielen Hymenophyllaceen. Umbildung von Wurzelspitzen in Stammscheitel kommt vor, ebenso auch Sproßbildung an Blattenden.

⁷⁷⁾ Potonié H., Zur Phys. u. Morph. d. foss. Farn-Aphleb. Ber. d. d. bot. Ges., XXI, 1903. — Vergl. auch Goebel K., Organograph. 2. Aufl., II, S. 1059. 1918.

⁷⁸⁾ Ettingshausen C. v., Beitr. zur Kenntn. d. Flächenskelette d. Farnkräuter. 2 Bde. Wien 1864.



Abb. 250. Blattdimorphismus bei Farnen. — Fig. 1. *Platycerium Willinkii*; Nischenblätter (N) und assimilierende Blätter; verkl. — Fig. 2. *Drynaria quercifolia*, Nischenblätter (N) und ein Sporophyll; verkl. — Fig. 3. *Rhipidopteris foeniculacea* mit einem sterilen (st) und einem fertilen (f) Blatte; verkl. — Fig. 4. *Cyclophorus serpens*; verkl. — Fig. 5. *Drymoglossum carnosum*; verkl. — Fig. 6. *Struthiopteris germanica*; verkl. — In Fig. 4 bis 6 bedeuten die Buchstaben dasselbe wie in Fig. 3. — Fig. 1 nach Goebel. 2 Original, 3 u. 4 nach Hooker und Greville, 5 u. 6 modif. nach Diels in Naturl. Pflanzenfam.

Die Sporangien (Sporotheken) gehen aus Epidermiszellen hervor; dieselben befinden sich an der Oberfläche von Gewebepartien des Blattes, welche mit Leitbündeln in Verbindung stehen und häufig eine bedeutende Vergrößerung erfahren (Receptaculum). Zumeist stehen die Sporangien in Gruppen (Sporangienhäufchen, Sorus), welche durch verschiedenartige Schutzorgane bedeckt sind. Als solche können der umgekrümmte Blattrand, hautartige Epidermiswucherungen oder Emergenzen (Indusien) fungieren. Abb. 252 gibt eine Übersicht häufiger Sorus- und Indusiumformen. Durch Zusammenfließen von Sporangienhäufchen entsteht der Cönosorus.

Das einzelne Sporangium weist je nach der Familienzugehörigkeit große Verschiedenheiten auf. Im allgemeinen besteht es aus einer Wand, die von einer Zellschichte gebildet wird, aus dem Tapetum und aus dem sporogenen Gewebe, in dessen Zellen die Sporen zu vier entstehen. Die Zellen der Wand weisen meist einen Dimorphismus auf, der mit dem Öffnen der Wand im Zusammenhange steht; ein Teil der Zellen fällt durch die starke Verdickung der radialen und zentralen Wände auf und bildet den Ring (Annulus). Beim Austrocknen werden infolge des Kohäsionszuges des schwindenden Wassers die nicht verdickten Außenwände des Annulus nach innen eingestülpt, die dadurch hervorgerufene periphere Verkürzung des Ringes bringt schließlich die Wand an einer schon vorgebildeten Stelle (Stomium) zum Aufreißen⁷⁹⁾. Zwischen den Sporangien oft haarförmige Paraphysen.

Zuweilen kommt es zur Ausbildung von Prothallien aus Blattabschnitten (z. B. *Polystichum angulare* f. *pulcherrima*, *Phyllitis scolopendrium* f. *crispa*, *Trichomanes Kraussii*, *Asplenium dimorphum* u. a.) oder Sporangien (z. B. *Athyrium Filix femina* f. *clarissima*) ohne vorhergegangene Sporenbildung (Aposporie). Vegetative Vermehrung durch blattbürtige Sprosse, durch Adventivsprosse überhaupt, Ausläufer (u. zw. Sproßausläufer bei *Nephrolepis*, *Onoclea* u. a. oder Blattausläufer bei *Aneimia*- u. *Asplenium*-Arten u. a.) u. dgl. nicht selten (Abb. 254)⁸⁰⁾.

Über die mutmaßliche Ableitung der leptosporangiaten Filicinen von den eusporangiaten vgl. S. 355. Wenn wir diesen Entwicklungsgang annehmen, so charakterisiert ihn einerseits die fortschreitende Ausgestaltung von Stamm, Wurzel und Wedeln, andererseits und insbesondere die Auflösung der vielfächerigen Sporangien in zahlreiche einfachere sporenerzeugende Gebilde; das letztere ist ein Vorgang, der infolge der dadurch erhöhten Sicherung der Fortpflanzung biologisch verständlich erscheint und Analogien in der Vermehrung der sporangientragenden Blätter bei den Lycopodiaceen und in der Auflösung der großen Antheridien der Bryophyten in zahlreiche einfachere Antheridien bei den Pteridophyten hat. Bei dieser Auffassung bilden die *Marattiales* einen natürlichen Übergang von

⁷⁹⁾ Vgl. Steinbrinck C., Kohäsions- u. hygrosk. Mech. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXII, 1903. — Ursprung A., Der Öffnungsmech. d. Pteridoph.-Spor. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., XXXVIII, 1903; Beitr. z. Bewegungsmech. d. Pteridoph.-Spor. Ber. d. d. bot. Ges., XXIII, 1904.

⁸⁰⁾ Vgl. Kupper W., Über Knospenbildung an Farnbl. Flora, 96. Bd., 1906, und die dort zit. Literatur.



Abb. 251. Leitbündelverlauf in den Blättern der Farne. — Fig. 1. *Adiantum reniforme*. — Fig. 2. *Polypodium asplenifolium*. — Fig. 3. *Rhipidopteris peltata*, steriler Wedel. — Fig. 4. *Hemionitis palmata*. — Fig. 5. *Adiantum Capillus Veneris*. — Fig. 6. *Adiantum brasiliense*. — Fig. 7. *Polybotrya Lechleriana*. — Fig. 8. *Polypodium pothifolium*. — Fig. 9. *Meniscium reticulatum*. — Fig. 10. *Polypodium laetum*. — Fig. 11. *Pteris polyphylla*. — Fig. 12. *Acrostichum serratifolium*. — Fig. 13. *Drynaria quercifolia*. — Fig. 14. *Polypodium decurrens*. — Fig. 15. *Lomariopsis erythrodes*. — Nat. Gr. — Nach Ettingshausen.



Abb. 252. Sorus- und Indusiumformen der Farne. — Fig. 1 u. 2. *Adiantum*. — Fig. 3. *Lindsaya*. — Fig. 4 u. 5. *Blechnum*. — Fig. 6 u. 7. *Cystopteris*. — Fig. 8 u. 9. *Davallia*. — Fig. 10 u. 11. *Cheilanthes*. — Fig. 12 u. 13. *Pteris*. — Fig. 14 u. 15. *Woodwardia*. — Fig. 16. *Phyllitis*. — Fig. 17 u. 18. *Asplenium*. — Fig. 19. *Dryopteris*. — Fig. 20 u. 21. *Woodsia*. — Fig. 22. *Gymnogramme*. — Fig. 23 u. 24. *Polypodium*. — Alle Figuren etwas vergr. — Modif. nach Luerssen.

den eusporangiaten zu den leptosporangiaten Farnen, von welchen sich an jene zunächst diejenigen Familien anreihen, bei denen die Sporangien in bestimmt geformten Gruppen beisammenstehen und in ihrer Wand eine geringe Differenzierung aufweisen. Die heterosporen *Hydropteridales* schließen sich ungezwungen einzelnen Familien der *Filicales* an. Einige Schwierigkeiten bereitet die Stellung der *Hymenophyllaceae*, die durch die Einfachheit des Baues aller Teile den Eindruck einer relativ ursprünglichen Gruppe machen und vielfach auch für eine solche gehalten wurden. Es spricht aber doch mehr dafür, daß die Einfachheit des Baues hier auf Rückbildung beruht, welche mit Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen (die meisten *H.* sind Bewohner feuchtwarmer Tropengebiete) im Zusammenhange steht.

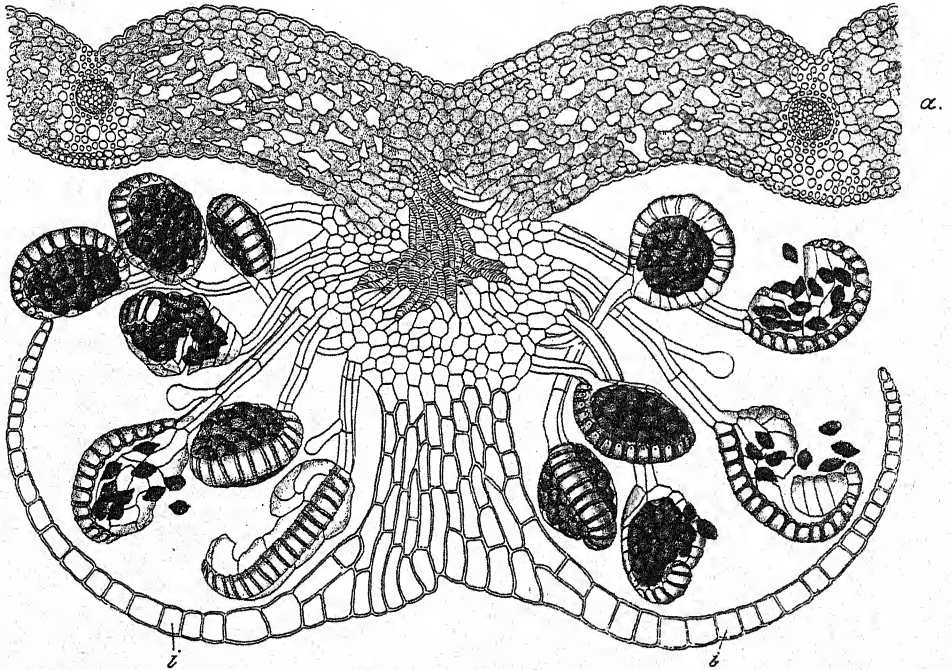


Abb. 253. Querschnitt durch einen Sorus von *Dryopteris Filix mas*; a Blattgewebe, i Indusium. — Stark vergr. — Nach Kny.

Die hier vertretene Auffassung von dem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhange der Filicinae steht mit ihrem Auftreten in geologischen Ablagerungen in voller Übereinstimmung. Das hohe Alter der eusporangiaten Formen wurde schon (S. 355) erwähnt. Die Osmundaceen, welche wir diesen anschließen, gehören zu den ältesten Farntypen (Karbon), ihnen folgen Gleicheniaceen und Schizaeaceen; sichere Polypodiaceen treten erst im Tertiär auf. Fossile Hymenophyllaceen sind überhaupt fraglich (*Hymenophyllitis* aus dem Karbon).

Die entwicklungsgeschichtliche Stellung der einzelnen Gruppen hat in neuester Zeit insbesondere F. O. Bower⁸¹⁾ klargestellt. Er hat gezeigt, daß in Bezug auf die Ausbildung des Sorus sich drei Stufen unterscheiden lassen: Die *Simplices*, bei denen die Sporangien eines Sorus gleichzeitig auftreten, die *Gradatae*, bei welchen die Sporangien in basipetaler

⁸¹⁾ Bower F. O., The orig. of a Land Flora, 1908; Stud. in the phylog. of the Filic., III. Ann. of Bot., XXVII., 1913.

Richtung entstehen und die *Mixtae*, bei denen eine solche Regelmäßigkeit fehlt. Durch diese drei Stufen gehen zwei Entwicklungsreihen durch, von denen die eine durch marginal am Sporophyll stehende Sporangien charakterisiert ist, die andere durch flächenständige.



Abb. 254. Vegetative Vermehrung durch Adventivprosse auf den Wedeln der Farne. — Fig. 1. *Hemionitis palmata*. — Fig. 2. *Asplenium viviparum*. — Fig. 3. *Aspl. celtidifolium*. — Fig. 4. *Cystopteris bulbifera*. — Fig. 5–7. Bulbillen (Adventivprosse) davon in verschiedenen Entwicklungsstadien. — Fig. 1, 2 u. 4 nat. Gr., 3 etwas verkl., 5–7 etwas vergr. — Originale.

Danach ergibt sich für die Gruppen der *Filicales* nach Bower folgende Übersicht:

	Marginales:	Superficiales:
<i>Simplices</i> {	<i>Schizaeaceae</i>	<i>Gleicheniaceae</i> <i>Matoniaceae</i>
<i>Gradatae</i> {	<i>Loxsomaceae</i> <i>Hymenophyllaceae</i> <i>Dicksoniaceae</i> <i>Thyrsopteridaceae</i>	<i>Cyatheaceae</i> * <i>Woodsieae</i> * <i>Onocleinae</i>
<i>Mixtae</i> {	* <i>Davalliaceae</i> * <i>Oleandreae</i>	* <i>Apidiaceae</i> * <i>Blechninae</i> * <i>Aspleniaceae</i> * <i>Pterideae</i>

Unberücksichtigt bleiben dabei die *Osmundaceae*, bei denen die in Betracht kommenden Eigentümlichkeiten noch nicht klar ausgeprägt sind. Die mit einem * bezeichneten Gruppen sind im folgenden als Untergruppen der *Polypodiaceae* aufgefaßt.

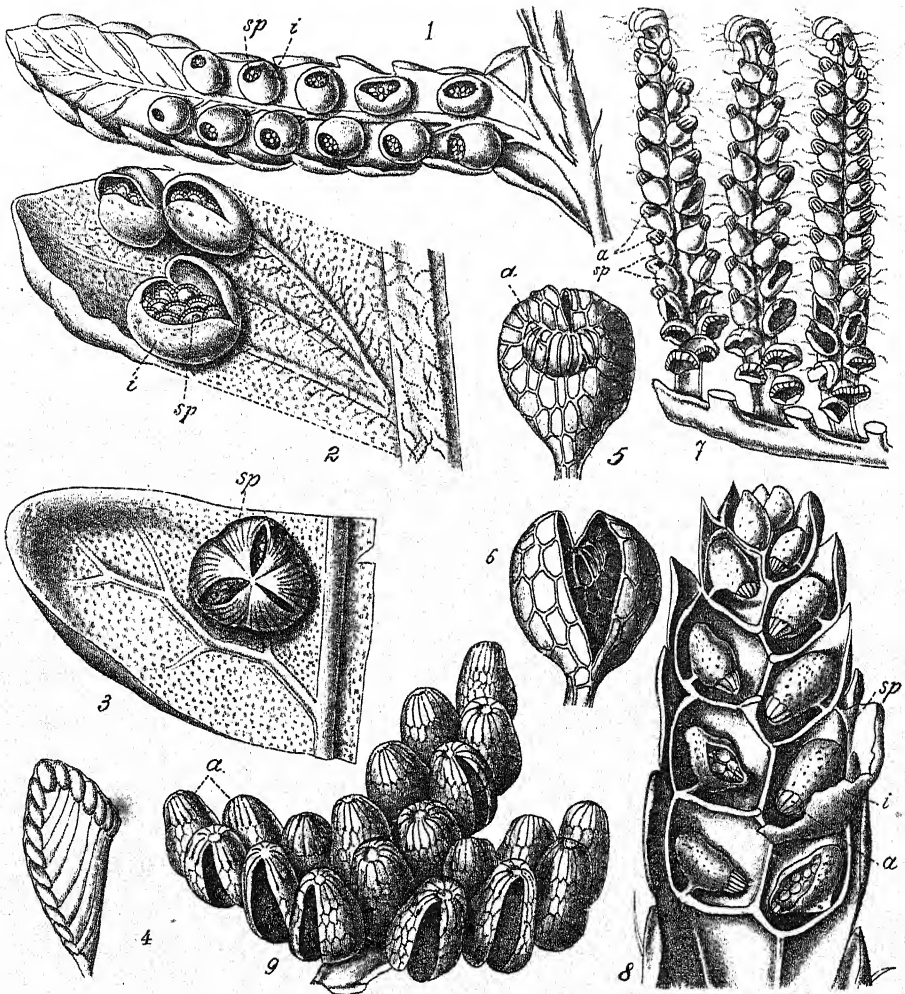


Abb. 255. Sporangien und Sori von leptosporangiaten Farnen. — Fig. 1. Wedelabschnitt von *Cyathea elegans* (*Cyatheaceae*). — Fig. 2. *Cibotium Schiedei* (*Cyatheaceae*). — Fig. 3. *Gleichenia polypodioides* mit einem aus drei Sporangien bestehenden Sorus (*Gleicheniaceae*). — Fig. 4. Sporangium von *Cyathea*. — Fig. 5 u. 6. Sporangien von *Todea africana* (*Osmundaceae*). — Fig. 7. *Schizaea dichotoma* (*Schizaeaceae*). — Fig. 8. *Lygodium volubile* (*Schizaeaceae*). — Fig. 9. *Aneimia Mandioccana* (*Schizaeaceae*). — In allen Figuren bedeutet *sp* Sporangium, *i* Indusium, *a* Ring. — Vergr. — Nach Hooker.

1. Familie: *Osmundaceae*⁸²⁾. (Abb. 255, Fig. 5 u. 6.) Sporangien sitzend oder fast sitzend, ohne Ring, aber mit einer Gruppe auffallend dick-

⁸²⁾ Milde J. Monographia generis *Osmundae*. Wien 1868. — Campbell D. H., On the prothallium and embryo of *Osmunda*. Ann. of Bot., VI, 1892. — Diels L. in Engler

wandiger Zellen, mit Längsriß sich öffnend, zerstreut stehend, oft ganze Blattabschnitte bedeckend. Indusium fehlt. Keine Spreuschuppen, aber an den jungen Blättern häufig schleimabsondernde Haare.

Die Familie zeigt zweifelhafte Beziehungen zu den eusporangiaten Farnen (an der Ausbildung des Sporangiums ist nicht bloß eine Epidermiszelle beteiligt, langlebige Prothallien, Fehlen des typischen Ringes am Sporangium usw.).

Todea barbara mit sehr dickem, oft über 1 m im Durchmesser haltendem kurzem Stamme. Andeutung von „Nebenblättern“. Südafrika, Neuseeland, Australien. — *Osmunda regalis*, „Königsfarn“, weit verbreitet, auch in Europa; Stamm manchmal auch von sehr bedeutender Dicke. *O. Claytoniana*, Südostasien und Nordamerika.

2. Familie: **Schizaeaceae**⁸³). (Abb. 255, Fig. 7—9.) Sporangien sitzend oder fast sitzend, meist einzeln, mit Längsriß aufspringend. Ring kurz, aber deutlich, in der Nähe des Scheitels quer verlaufend. Fertile Blattabschnitte wesentlich umgestaltet. Haare oder Spreuschuppen.

Schizaea in den Tropen. Blätter aufrecht, an den Enden die gefiederten, fertilen Abschnitte tragend. Prothallien fadenförmig verzweigt. — *Lygodium*. Blätter oft stark verlängert, windend, mit fiederig gestellten Abschnitten. Einzelne Blattabschnitte oder deren Randlappen fertil. Tropisch. — *Aneimia*. Die beiden untersten Abschnitte der gefiederten Blätter fertil. Zahlreiche tropische Arten, einzelne extratropisch. — *Mohria*.

3. Familie: **Gleicheniaceae**⁸⁴). (Abb. 255, Fig. 3.) Sori mit wenigen Sporangien; diese sitzend, mit Längsriß aufspringend. Ring deutlich, quer verlaufend. Spreuschuppen. Indusien fehlen.

Gleichenia mit lange fortwachsenden, oft klimmenden Blättern mit gefiederten Abschnitten. Die Enden der Blätter verweilen oft längere Zeit im Knospenzustande und setzen erst nach einer Vegetationsruhe den Aufbau fort. Verbreitet in den Tropen; oft Dickichte bildend, viele xerophytisch.

4. Familie: **Matoniaceae**⁸⁵). Der vorigen Familie sehr ähnlich. Sporangien mit schief verlaufendem Ringe und schiefem Riß. Indusium vorhanden. — Prothallien unbekannt.

Matonia. Tropisches Asien. — In früheren Erdperioden bis zurück zur rhaetischen Formation reich gegliedert.

u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I. T., 4., 1900. — Faull J. H., The anat. of the *Osmundac.* Bot. Gaz., XXXII., 1911. — Seward A. C. and Ford S. O., The anat. of *Todea*. Transact. Linn. Soc. Lond., 1902. — Kidston R. a. Gwinne-Vaughan D. T., On the foss. Osmund. I.—V. Transact. Roy. Soc. Edinb., XLV.—L., 1907 bis 1914. — Sinnot E. W., Foliar gaps in the *Osmund.* Ann. of Bot., XXIV., 1910.

⁸³) Prantl K., Unters. zur Morphol. der Gef.-Krypt. II. Die *Schizaeaceae*. Leipzig 1881. — Diels L. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., I., 4. Abt., 1899—1900. — Boodle L. A., Anatomy of *Schizaeaceae*. Ann. of Bot., XV., 1901. — Britton E. G. a. Taylor A., Life-hist. of *Schizaea pus.* Bull. Torr. Bot. Cl., XXVIII., 1901. — Thomas A. P. W., An Alga-like Fernproth. Ann. of Bot., XVI., 1901. — Binford R., The devel. of the sporang. of *Lygod.* Bot. Gaz., 1907. — Richter A., Phylog.-taxon. Studien über *Schizaea*. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn., XXX., 1914.

⁸⁴) Diels L., a. a. O. — Boodle L. A., On the anat. of the *Gleichen.* Ann. of Bot., XV., 1901.

⁸⁵) Diels L., a. a. O. — Seward A. C., The struct. and affin. of *Matonia pect.* Philos. Transact., 1899. — Tansley A. G. and Lulham B. B. J., A stud. of the vascul. syst. of *Mat. pect.* Ann. of Bot., XIX., 1905.

5. Familie: *Loxsomaceae*⁸⁶). Im Bau des Sorus der folgenden Familie nahestehend. Sporangium mit Längsriß aufspringend.

Loxsuma Cunninghami in Neuseeland.

6. Familie: *Hymenophyllaceae*⁸⁷). (Abb. 256.) Vielfach zarte, kleine Farne mit Blättern, deren Flächen zwischen den Blattsträngen oft nur aus einer Zellschichte bestehen. Sori am Blattrande mit hervorragendem Blattstrang als Receptaculum und becherförmigem oder lippenförmigem

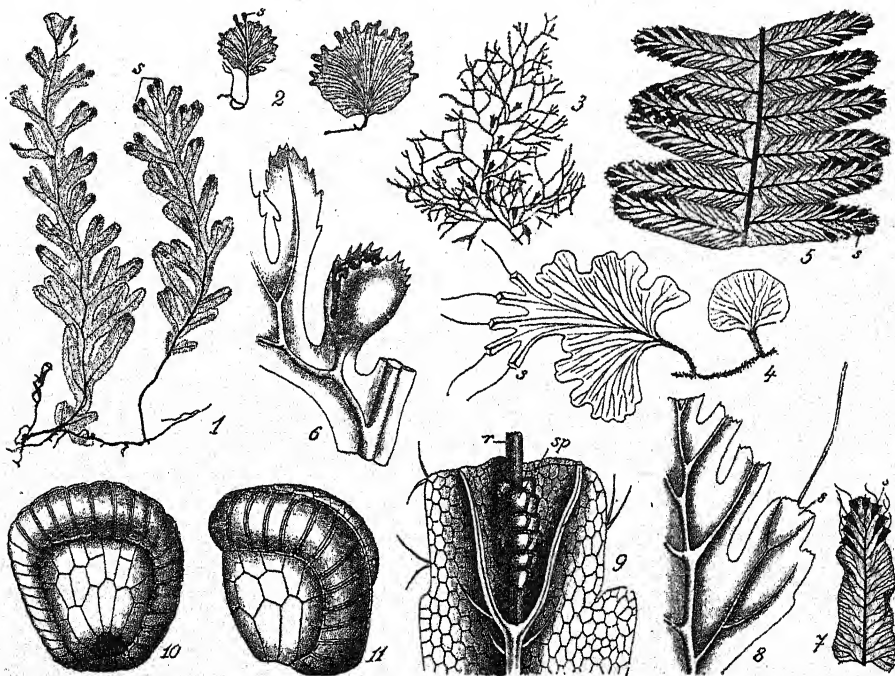


Abb. 256. *Hymenophyllaceae*. — Fig. 1. *Hymenophyllum hirsutum*. — Fig. 2. *Trichomanes sphenoides*. — Fig. 3. *Tr. trichoides*. — Fig. 4. *Tr. cuspidatum*. — Fig. 5. Blattstück von *Tr. plumosum*. — Fig. 6. Sorus von *Hymenophyllum tunbridgense*. — Fig. 7. Blattfieder von *Trichomanes cristatum*. — Fig. 8. Sorus von *T. alatum*. — Fig. 9. Sorus von *T. alatum* mit geöffnetem Indusium, *r* Receptaculum, *sp* Sporangien. — Fig. 10 u. 11. Sporangien von *Hymenophyllum tunbridgense*. — *s* bedeutet in allen Figuren Sorus. — Fig. 1 bis 5 und 7 nat. Gr.; die anderen vergr. — Fig. 1 bis 3, 5 u. 7 nach Ettingshausen, 4 nach Christ, 6, 8 bis 11 nach Luerissen.

Indusium. Sporangien sitzend mit quer oder schief verlaufendem, vollständigem Ringe. Prothallien fadenförmig oder bandförmig.

⁸⁶) Diels L., a. a. O., S. 112. — Bommer J. E. und Fournier E., in Bull. d. l. Soc. bot. de Fr., XX., 1873. — Gwynne-Vaughan D. F., Observ. on the anat. of solenost. Ferns. I. Ann. of Bot., XV., 1901.

⁸⁷) Sturm J. W., *Hymenophyllaceae* in Flor. Brasil., fasc. 23 (1859). — Van den Bosch R., Synopsis *Hymenophyllacearum*. Nederl. Kruidd. Arch., IV., 1859. — Mettenius G., Über die Hymenophyllaceen. Abh. d. königl. sächs. Ges. d. Wissensch., VII., 1864. —

Die meisten Arten dieser in den Tropen weit verbreiteten Familie sind epiphytisch und feuchtigkeitsliebend, nur wenige xerophil. Von den auch extratropischen Arten sind insbesondere als Reliktvorkommnisse zu nennen: *Hymenophyllum tunbridgense* vereinzelt in Mittel- und Westeuropa, *H. peltatum* in Großbritannien und Norwegen, *Trichomanes speciosum* in Irland und *Tr. Petersi* in Nordamerika. Auf der südlichen Hemisphäre dringt die Familie weiter in das extratropische Gebiet vor.



Abb. 257. Baumfarne (*Cyatheaceae*) auf Ceylon. — Nach einer käuflichen Photographie.

7. Familie: *Dicksoniaceae*. Sori randständig an der Spitze von Blattsträngen entspringend, unterhalb derselben je ein zweilappiges Indusium. Sporangien mit schief verlaufenden Ringen.

Prantl K., Unters. zur Morphol. d. Gefäßkryptog. I. Die *Hymenophyllaceae*. Leipzig 1875. — Goebel K., Morphol. u. biol. Not. Ann. d. jard. bot. Buitenz., VII., 1887. — Giesenhagen K., Die Hymenophyllaceen. Flora, 1890. — Boodle L. A., On the anat. of the *Hymenoph.* Ann. of Bot., XIV., 1900. — Sadebeck R. in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., I. 4., 1902. — Karsten G. in Ann. d. jard. bot. Buitenzorg., XII. — Ott E., Anat. Bau d. *Hym.*-Rhizome usw. Sitzber. d. Akad. Wien, CXI. Bd., 1902. — Goddijn W. A., Synops. Hymenophyll. Med. Rijks Herb., Leiden, 1913 ff.

Balanium (z. B. *B. culcita*, Makaronesien) mit rhizomartigem Stamme. — *Dicksonia* (*D. antarctica*, Australien) und *Cibotium* (z. B. *C. barometz*, trop. Asien) baumförmig. — Die

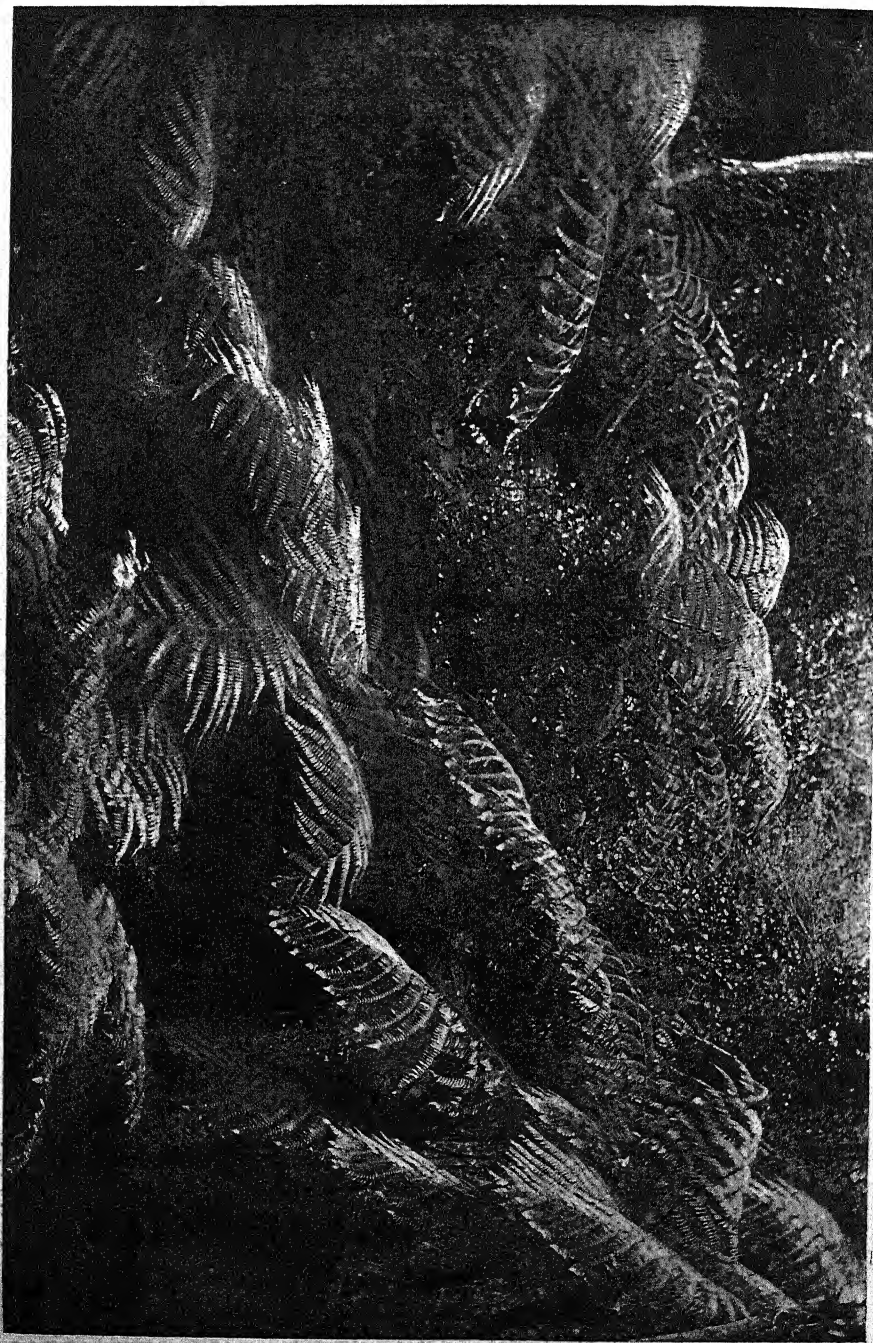


Abb. 258. *Cyathaceae*. — *Cyathaea Caesariana* im subtropischen Regenwalde in Südbrasilien. — Original.

langen Haare, welche die Stammscheitel, besonders von *Cybotium*-Arten, einhüllen, werden analog wie Watte auch als Verbandmittel verwendet („Pengahawar Djambi“, „Paleae haemostaticae“).

8. Familie: **Thyrsopteridaceae**. Der vorigen Familie ähnlich, aber Indusium fast kugelig mit Mündung am Scheitel.

Thyrsopteris elegans auf Juan Fernandez.

9. Familie: **Cyatheaceae**⁸⁸⁾. (Abb. 255, Fig. 1 u. 2, Abb. 257 u. 258.) Sori mit zahlreichen Sporangien, nie an den Blatträndern, sondern auf den Blattflächen, zumeist mit unterständigem, becherförmigem oder schuppen-

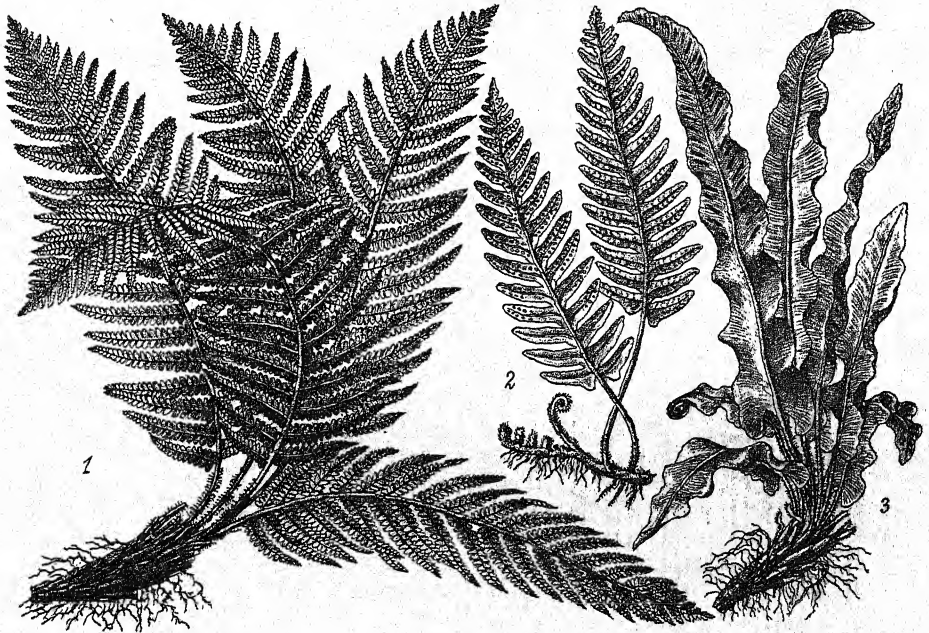


Abb. 259. **Polypodiaceae**. — Fig. 1. *Dryopteris Filix mas*; verkl. — Fig. 2. *Polypodium vulgare*; verkl. — Fig. 3. *Phyllitis Scolopendrium*; verkl. — Original.

förmigem Indusium. Sporangien oft sitzend. Ring vollständig, schief verlaufend. Querriß.

Vielfach baumförmige Farne der Tropen und Subtropen mit großen Blättern. — *Cyathea* mit becherförmigem Indusium, z. B. *C. dealbata* (Neu-Seeland). — *Alsophila* ohne Indusium, z. B. *A. australis* (Süd-Australien). — *Hemitelia*, mit schuppenförmigem Indusium, z. B. *H. capensis* mit Aphlebien.

10. Familie: **Polypodiaceae**⁸⁹⁾. (Abb. 259 und 260.) Sori zumeist mit zahlreichen Sporangien, nackt oder mit verschieden gestalteten Indusien.

⁸⁸⁾ Bommer J. E., Revue et classific. d. Cyatheacées. Bull. Soc. bot. Fr., XX., 1873. — Diels L., a. a. O., 1899. — Bower F. O., The origin of a Land Flora, 1908. — Conard H. S., The struct. and life hist. of the hayscented fern. Publ. Carneg. Instit., 1908.

⁸⁹⁾ Diels L., a. a. O. — Schnarf K., Beitr. z. Kennt. d. Sporangienwandbaues der *Polyp.* usw. Sitzungsber. d. Akad. Wien, CXIII., 1904. — Lagerberg T., Zur Entw. d.

Sporangien gestielt. Ring vertikal, unvollständig, d. h. an der Basis des Sporangiums unterbrochen. Riß quer verlaufend.

Formenreichste Familie von großer Verbreitung. Baumförmige Formen selten.

Die Familie macht keinen einheitlichen Eindruck; sie dürfte Formen verschiedener Herkunft umfassen. Die Untergruppen A und B gehören nach Bower (vgl. S. 373) zu den *Gradatae-Superficiales*, alle anderen zu den *Mixtae*, dabei C und D zu den *Marginales*, die übrigen zu den *Superficiales*.

A. *Woodsieae*. Sori mit schuppenförmigem oder becherförmigem, unterständigem Indusium auf der Blattunterseite. Fertile Wedel oder Wedelabschnitte von den sterilen nicht verschieden. — *Cystopteris* (*C. fragilis* fast extratropisch kosmopolitisch), *Woodsia*.

B. *Onocleae*. Wie vorige. Fertile Wedel von den sterilen verschieden. — *Struthiopteris*⁹⁰⁾ *germanica* (Abb. 250, Fig. 6). Europa, Asien, Nordamerika. — *Onoclea sensibilis*, Ostasien, atl. Nordam.

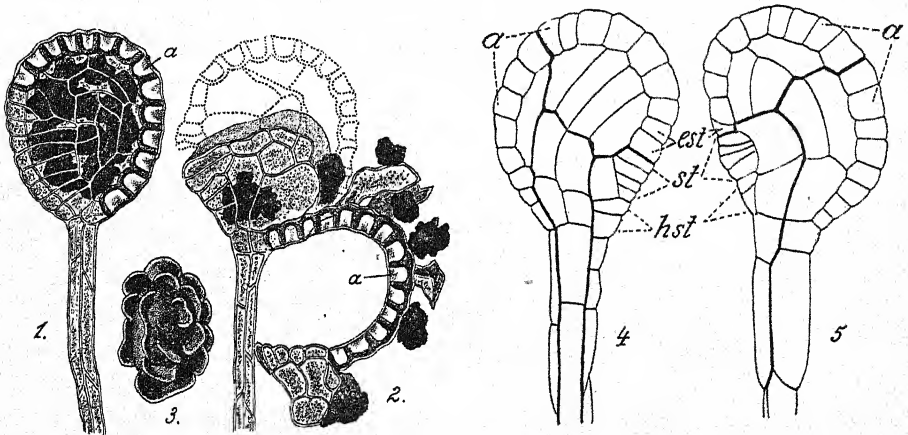


Abb. 260. Sporangiumbau der Polypodiaceen. — Fig. 1–3. *Dryopteris Filix mas*; Fig. 1 reifes, aber noch geschlossenes Sporangium, Fig. 2 dasselbe aufgesprungen, Fig. 3 Spore. — Fig. 4 u. 5. Sporangium v. *Blechnum occidentale*, schematisch dargestellt; Fig. 4 bisuturale Seite, Fig. 5 unisuturale Seite; *a* Ring, *est* Epistomzellen, *st* Stomium, *hst* Hypostomzellen.

Vergr. — Fig. 1–3 nach Dodel-Port, 4 u. 5 nach Schnarf.

C. *Davallieae*. Sori meist mit becher- oder schuppenförmigem Indusium am Blattrande. — *Davallia*, paläotropisch, oft epiphytisch. — *Lindsaya*, *Nephrolepis*⁹¹⁾, tropisch; *N. cordifolia* und andere Arten mit Knollen (Wasserspeicher) an den rhizomartigen Teilen.

D. *Oleandreae*. Der vorigen ähnlich, aber Wedel ungeteilt. — *Oleandra*, tropisch.

E. *Aspidieae*. Sori rundlich, meist von einem, oft in der Mitte desselben entspringenden oberständigem Indusium (Abb. 253) bedeckt. — *Dryopteris* (*Nephrodium*) mit zahlreichen Arten: *D. Filix mas* (Abb. 259, Fig. 1) auf der nördlichen Hemisphäre sehr verbreitet, „Wurmfarn“. Rhizom als „Rhizoma Filicis“ vielfach officinell. — In Europa sonst häufig: *D. spinulosa*, *D. Phegopteris* u. a. — *D. callosa* (Java, Sumatra) mit Schleimabsonderung und Atemorganen an den jungen Blättern. — *Polystichum aculeatum* und *P. Lonchitis* in Europa, wie überhaupt im nördlich extratropischen Gebiete, verbreitet.

Pteridium aquil. Ark. f. Bot., VI., 1906; Morph.-biol. Bemerk. Svensk. bot. Tidskr., 1908. — Pelourde F., Rech. anat. s. l. classif. d. Foug. d. Franc. Ann. sc. nat., IX. Ser., VI., 1906. — Hicken C. M., Un nuevo sist. d. l. Polipod. Apunt. d. hist. nat., I., 1909.

⁹⁰⁾ Wuist E. D., Sex. and developm. of the gametoph. of *Onoclea Struth.* Physiol. Researches, I., 1916.

⁹¹⁾ Heinricher E., Zur Kennt. d. Farngattg. *Nephrolepis*. Flora, 97. Bd., 1907.

F. *Asplenieae*. Sori seitlich den Blattsträngen aufsitzend, langgestreckt, Indusien seitlich: *Athyrium*, in den Tropen artenreich. *A. Filix femina* in Europa, wie auch sonst in nördlichen extratropischen Gebieten verbreitet; viele Gartenformen. — *Phyllitis* mit ungeteilten Blättern. In Europa *Phyllitis scolopendrium* (= *Scolopendrium vulgare*; Abb. 259, Fig. 3), „Hirschzunge“. — *Asplenium*, eine der artenreichsten Gattungen⁹²). In Europa häufig: *A. Ruta muraria*, die „Mauerraute“, *A. septentrionale*, *A. Trichomanes* u. a.; alle auch sonst verbreitet. *A. Nidus* (paläotropisch) und *A. serratum* (neotropisch), tropische Epiphyten mit ungeteilten Blättern. — *Blechnum*, artreich in den Tropen, in Europa verbreitet: *Bl. Spicant* mit dimorphen Blättern. — *Ceterach*.

G. *Pterideae*. Sori parallel mit dem Rande oder nahe demselben verlaufend und oft von diesem bedeckt: *Pteridium aquilinum*, „Adlerfarn“, fast Kosmopolit, unter Umständen bedeutende Dimensionen (Blattlänge bis 2 m) erreichend. — *Pteris*, artenreichste Gattung besonders in den Tropen. In Gewächshäusern häufig kultiviert: *P. cretica*. — *Adiantum*. Artenreich, besonders im tropischen und subtropischen Amerika. *A. Capillus Veneris*, das „Frauenhaar“, in den Tropen der alten Welt, auch im europäischen Mittelerran-gebiete; die krautigen Teile der Pflanze („Herba Capilli Veneris“) werden vielfach medizinisch verwendet. Viele Arten in Gewächshäusern kultiviert. — *Anogramme*, *Notholaena*.

H. *Vittarieae*. Sori randständig oder parallel zur Mittelrippe. Indusium oft fehlend. — *Vittaria* (tropisch), *Antrophyum* (tropisch).

J. *Polypodieae*. Sori ohne Indusien, rund oder länglich: Artenreichste Gattung *Polypodium*⁹³), von sehr verschiedenem Habitus, weit verbreitet. In der nördlichen Hemisphäre von großer Verbreitung: *P. vulgare*, „Engelsüß“, „Tüpfelfarn“ (Abb. 259, Fig. 2). — *Cyclophorus* (= *Niphobolus*)⁹⁴) mit Sternhaaren auf den Blättern, paläotropisch. — *Drynaria* mit Nischenblättern, paläotropisch, epiphytisch (Abb. 250, Fig. 2).

K. *Acrosticheae*. Sori ohne Indusien, die ganze Blattunterseite oder Abschnitte derselben bedeckend: *Elaphoglossum* mit ungeteilten Blättern in den Tropen verbreitet und artenreich. — *Platyterium*⁹⁵) epiphytisch mit Nischenblättern (Abb. 250, Fig. 1). Tropisch und in Gewächshäusern häufig kultiviert: *P. alpicorne*, *P. grande*. — *Acrostichum*, *Rhipidopteris* (Abb. 250, Fig. 3).

11. Familie: *Parkeriaceae*⁹⁶). Sporangien einzeln an anastomosierenden Blattsträngen. Rand der Blattabschnitte eingerollt und die Sporangien bedeckend.

Ceratopteris thalictroides, einjähriger, wasserbewohnender, in den Tropen sehr verbreiteter Farn mit dimorphen Blättern (Wasser- und Luftblätter).

2. Ordnung. *Hydropteridales*⁹⁷). Wasserfarne.

Prothallien entweder nur Antheridien oder nur Archegonien entwickelnd, reduziert und klein; besonders die Antheridien tragenden sind oft auf nur wenige

⁹²) Mettenius G., Über einige Farngattungen. VI. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. III. — Heufler L. R. v. in Verh. d. zool. bot.-Ges. Wien, 1856.

⁹³) Mettenius G., Über einige Farngattungen. I. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges., II. (1857).

⁹⁴) Giesenhagen C., Die Farngattung *Niphobolus*. Jena, 1901.

⁹⁵) Straszewski H., Die Farngattung *Platyterium*. Flora, CVIII, 1915.

⁹⁶) Kny L., Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris*. Nova Acta Leop. Carol. Akad., XXXVII, 1875. — Ford S. O., The anat. of *Ceratopt.* Ann. of Bot., XVI, 1902. — Lachmann P., Orig. et devel. des rac. et des rad. de C. Ann. d. l'Univ. Grenoble, 1906.

⁹⁷) Baker J. G., Synopsis of *Rhizocarpeae*. Journ. of Bot., XXV., 1866. — Belajeff W., Über die männlichen Prothallien d. Wasserfarne. Odessa 1890; Bot. Ztg., 1898. — Sadebeck R. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfarn., I., 4. Abt., 1900.

Zellen rückgebildet (Abb. 181, Fig. 2 u. 4). Stamm niemals aufrecht stehend, sondern rhizomartig, oberwärts Blätter, unterseits Wurzeln oder dieselben substituierende Wasserblätter (*Salvinia*) ausbildend, meist mit einem axilen Leitbündel. Blätter einfach oder wenig geteilt, in der Jugend gefaltet oder eingerollt. Die Sori tragenden Blätter oder Blattabschnitte sind in Sporocarpium, fruchtähnliche, oft dickwandige, anfangs geschlossene Gebilde umgewandelt, welche entweder je einen Sorus enthalten oder mehrere. Sporen und Sporangien dimorph. Mikrosporangien mit zahlreichen Mikrosporen, Makrosporangien mit einzelnen Makrosporen. Erstere liefern männliche, letztere weibliche Prothallien.

Die *Hydropteridales* sind fast durchwegs Wasserpflanzen oder Sumpfpflanzen. Die Anpassungen an das Wasserleben verschärfen die Verschiedenheiten gegenüber den *Filicales*, mit denen sie sich aber trotzdem unschwer in Beziehung bringen lassen. Die Familien der *Hydropteridales* dürften auf verschiedene Typen der *Filicales* zurückzuführen sein. Die Marsiliaceen zeigen recht klare Beziehungen zu den Schizaeaceen⁹⁸⁾ (marginale Entstehung der Sori, respektive Sporangien, ähnliche Ringbildung bei einzelnen Formen, analoge Gliederung der Blätter in sterile und fertile Teile bei *Aneimia*); die Salviniaceen und Azollaceen lassen sich eher den Cyatheaceen anreihen. Darnach wäre die Ordnung der *Hydropteridales* eine polyphyletische, was ihre Auflassung und Einreihung der Familien an die betreffenden Stellen des Systemes der *Filicales* rechtfertigen würde⁹⁹⁾. Ob man dies tatsächlich tut oder nicht, ist weniger eine wissenschaftliche Frage, als vielmehr eine Frage der systematischen Zweckmäßigkeit; das Wichtigste ist die Erkenntnis des genetischen Zusammenhanges und der verschiedenen Herkunft, und dieser habe ich durch Unterscheidung der beiden Unterordnungen Rechnung getragen.

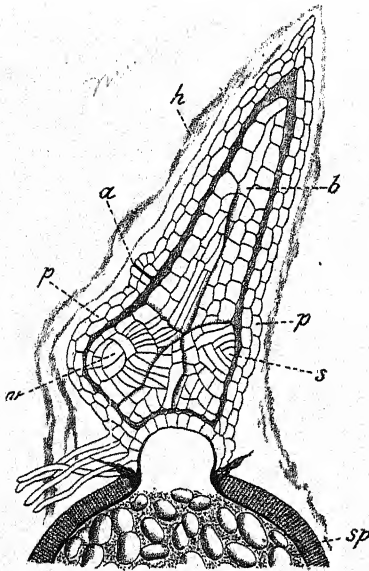


Abb. 261. *Marsilia*. Keimender Sporophyt. *sp* Sporenwand, *p* Prothallium, *h* Schleimhülle, *a* Archegoniumrest, *w* Wurzelanlage, *s* Sproßscheitel, *b* Cotyledo; — 120 fach vergr. —
Nach Hanstein.

1. Unterordnung: *Marsiliineae*.

Sporocarpium zwei bis zahlreiche Sori enthaltend. Wand des Sporocarpiums aus einem ganzen Blattlappen hervorgegangen.

Einzige Familie: *Marsiliaceae*¹⁰⁰⁾. (Abb. 261—264). Im Boden wurzelnde Wasserpflanzen oder Sumpfpflanzen die zum Teile zeitweiser Trocken-

legung des Standortes angepaßt sind, seltener Bewohner trockener Standorte und dann mit knollenförmigen Rhizomen. Stamm meist rhizomartig

⁹⁸⁾ Campbell D. H., The affin. of the *Ophiog.* and *Mars.* Am. Natural., XXXVIII., 1904.

⁹⁹⁾ Vgl. Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909.

¹⁰⁰⁾ Hanstein J., Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *M.* Jahrb. f. wiss. Bot., IV. — Braun A., Über die Marsiliaceengattung. *M. u. Pilularia*. Monatsh. d. Berl.

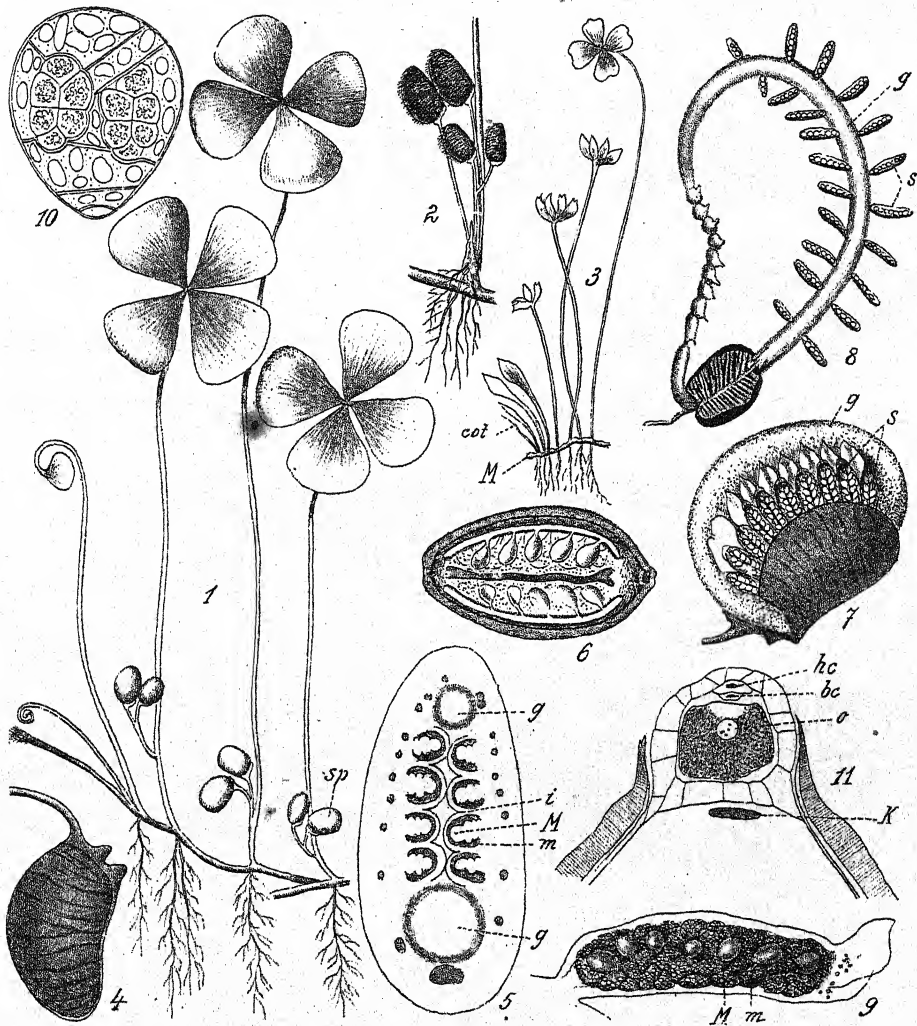


Abb. 262. *Marsiliaceae*. — Fig. 1. *Marsilia quadrifolia*; nat. Gr.; *sp* Sporocarpien. — Fig. 2. Sporocarpien von *M. Nardu*; nat. Gr. — Fig. 3. Keimpflanze von *M. elata*, *M* Makrospore, *cot* Cotyledo; nat. Gr. — Fig. 4. Sporocarpium von *M. salvatrix*; vergr. — Fig. 5. Transversaler Längsschnitt durch ein junges Sporocarpium von *M. Brownii*; *g* Gallertring, *i* Indusium, *M* Makrosporangium, *m* Mikrosporangium; vergr. — Fig. 6 bis 9. *M. salvatrix*. Fig. 6 transversaler Längsschnitt durch das reife Sporocarp, etwas vergr.; Fig. 7 u. 8 aufspringendes Sporocarp, *g* Gallertring, *s* Sori, vergr.; Fig. 9 Sorus mit Makrosporangien (*M*) und Mikrosporangien (*m*), vergr. — Fig. 10. Männliches Prothallium von *M. quadrifolia*; 320fach vergr. — Fig. 11. Oberster Teil der Makrospore von *M. vestita* mit einem Archegonium; *o* Eizelle, *bc* Bauchkanal-, *hc* Halskanalzelle, *K* Kernrest; 360fach vergr. — Fig. 1, 2, 3 Original, 4, 6 bis 9 nach Hanstein, 5 nach Goebel, 10 nach Belajeff, 11 nach Campbell.

verlängert, oberseits Blätter, unterseits Wurzeln treibend. Blätter bei manchen Arten je nach dem Wasserstande polymorph; die fertilen Blätter mit vierlappig oder zweilappig gefiederter, seltener ungeteilter Lamina und zu Sporocarprien umgebildeten Basallappen. Sporocarprien bohnenförmig oder kugelig, mit fester Wand, deren Außenseite der Unterseite der sterilen Blattabschnitte entspricht. Bau der Sporocarprien je nach der Gattung verschieden, u. zw.: *Marsilia*: Sori zahlreich, in zwei Reihen auf der Blattoberseite senkrecht zur Mittellinie stehend (vgl. Abb. 262,

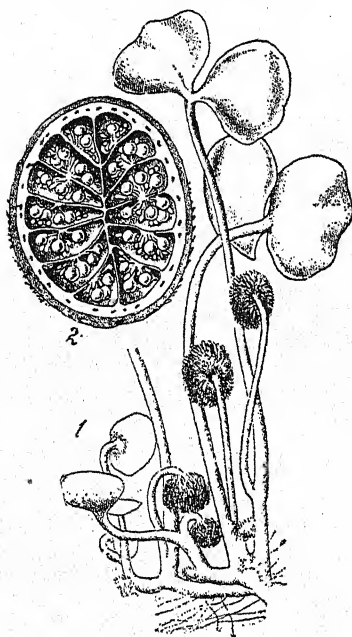


Abb. 263. *Marsiliaceae*. — *Regnellidium diphyllum*. — Fig. 1. Stück der Pflanze in nat. Gr. — Fig. 2. Längsschn. durch d. Sporocarp.; vergr. — Nach Lindmann.

Fig. 5), aber eingesenkt, daher im Innern des fertilen Blattes. Jeder Sorus von einem hautförmigen Indusium (z) umgeben, Mikro- und Makrosporangien enthaltend. Das reife Sporocarp reißt zweiklappig auf durch Verquellen eines an der Rück- und Bauchseite ringförmig verlaufenden Gewebes (g), das nun als gallertiger Ring heraustritt und die säckchenförmigen Sori mit herauszieht (Abb. 262, Fig. 8). *Pilularia*: In jedem Sporocarp 2—4 Sori, welche der Länge nach verlaufen, daher das ganze Sporocarp scheinbar 2- bis 4fächerig (vgl. Abb. 264, Fig. 2): Jeder Sorus mit Mikro- und Makrosporangien. Bei der Reife des Sporocarps werden größere Partien der Gewebe im Innern derselben verquollen und treten aus der am Scheitel mehrklappig aufspringenden Wand als Schleimmasse heraus, welche die losgelösten Sporangien enthält. *Regnellidium*: Intermediär (vgl. Abb. 263, Fig. 2). — Mikrosporangien mit 64 Mikrosporen, Makrosporangien mit einer Makrospore. Die männlichen Prothallien treten aus der Mikrospore nicht heraus und bilden zwei Antheridien

(Abb. 262, Fig. 10). Die weiblichen Prothallien treten ein wenig aus der Spore heraus, bestehen aus einigen vegetativen Zellen und einem Archegonium (Abb. 262, Fig. 11).

Akad., 1863. — Derselbe, Neuere Unters. über d. Gattg. *M.* u. *P.* A. a. O., 1870. — Goebel K., Üb. d. „Fr.“ v. *Pil. globulif.* Bot. Zeitg., 1882. — Campbell D. H., On the proth. and embryo of *M. vestita*. Proc. Californ. Acad. Sc., 1892; The developm. of the sporoc. of *Pil. am.* Bull. Torr. Bot. Cl., XX., 1893. — Johnson D. S., On the developm. of the leaf and sporoc. in *Marsilia quadrif.* Ann. of Bot., XII., 1898; On the leaf and sporoc. of *Pil.* Bot. Gaz., XXVI., 1898. — Lindmann C. A. M., *Regnellidium* n. g. *Mars.* Ark. f. Bot., III., 1901. — Strasburger E., Apogamie bei *Marsilia*. Flora, 1907. — Schneider F., Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. *Mars.* Flora, CV., 1903. — Sharp L. W., Spermatog. in *Mars.* Bot. Gaz., LVIII., 1914.

Marsilia mit zirka 50 Arten. Sterile Teile der vollkommen ausgebildeten Blätter 4teilig; auffallende „Schlafbewegungen“ zeigend. — In Europa, Asien und Nordamerika *M. quadrifolia* (Abb. 262, Fig. 1). Mehrere Arten, wie *M. Drummondii*, *M. Nardu* (Australien), liefern in ihren stärkereichen Sporocarprien mehrlartige Nahrungsmittel „Nardu“. Durch zahlreiche Sporocarprien an einem Blatte ist *M. polycarpa* (Zentralamerika) ausgezeichnet. Apogamie bei *M. Drummondii* u. a. Vielleicht steht der Gattung *Marsilia* die fossile Gattung *Sagenopteris* (Trias, Kreide) nahe. — *Regnellidium*. (Abb. 263.) Sterile Teile der Blätter 2teilig. Einzige Art: *R. diphyllum* in Südbrasilien. — *Pilularia*. (Abb. 264.) Sterile Teile der Blätter ungeteilt. *P. globulifera* in Europa verbreitet, *P. minuta* im Mediterrangebiete, *P. americana* im extratropischen Amerika.

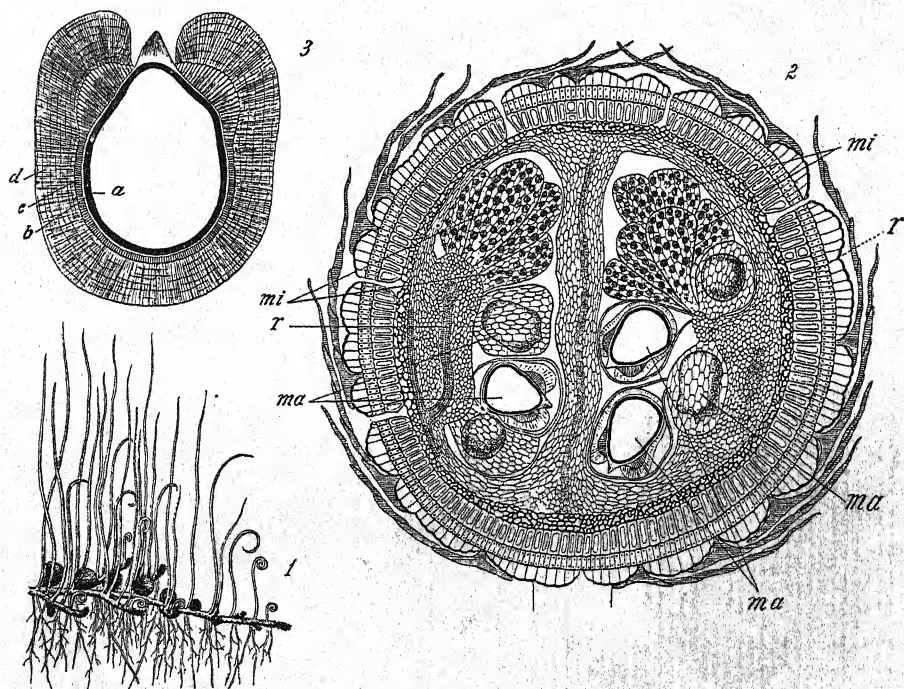


Abb. 264. *Marsiliaceae*. — Fig. 1 bis 3. *Pilularia globulifera*. Fig. 1. Stück der ganzen Pflanze, nat. Gr.; Fig. 2 Längsschnitt durch ein Sporocarp, *r* Rezeptakulum, *ma* Makrosporangien, *mi* Mikrosporangien, 30fach vergr.; Fig. 3. Längsschnitt durch eine Makrospore, *a* bis *d* die vier Schichten der Wand. — Fig. 1 bis 3 nach Luerssen.

2. Unterordnung. *Salviniineae*.

Sporocarprien je einen Sorus enthaltend. Wand des Sporocarpiums einem Indusium homolog.

1. Familie: *Salviniaceae*¹⁰¹⁾. (Abb. 265 u. 266.) Auf der Wasseroberfläche schwimmende, wenig verzweigte Pflanzen. Blätter in alternierenden

¹⁰¹⁾ Pringsheim N., Zur Morphologie der *Salvinia natans*. Jahrb. f. wissensch. Bot., III., 1863. — Prantl K., Zur Entw.-Gesch. d. Proth. v. *Salv. nat.* Bot. Zeitg., 1879. — Heinricher E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung d. *Salv. nat.* Sitzber.

dreizähligen Wirteln; von jedem Wirtel sind die zwei oberen Blätter als auf der Wasseroberfläche schwimmende, ungeteilte Schwimmblätter ausgebildet (Abb. 265, Fig. 2 *sb*), das dritte Blatt (Wasserblatt) ist in feine Zipfel geteilt,

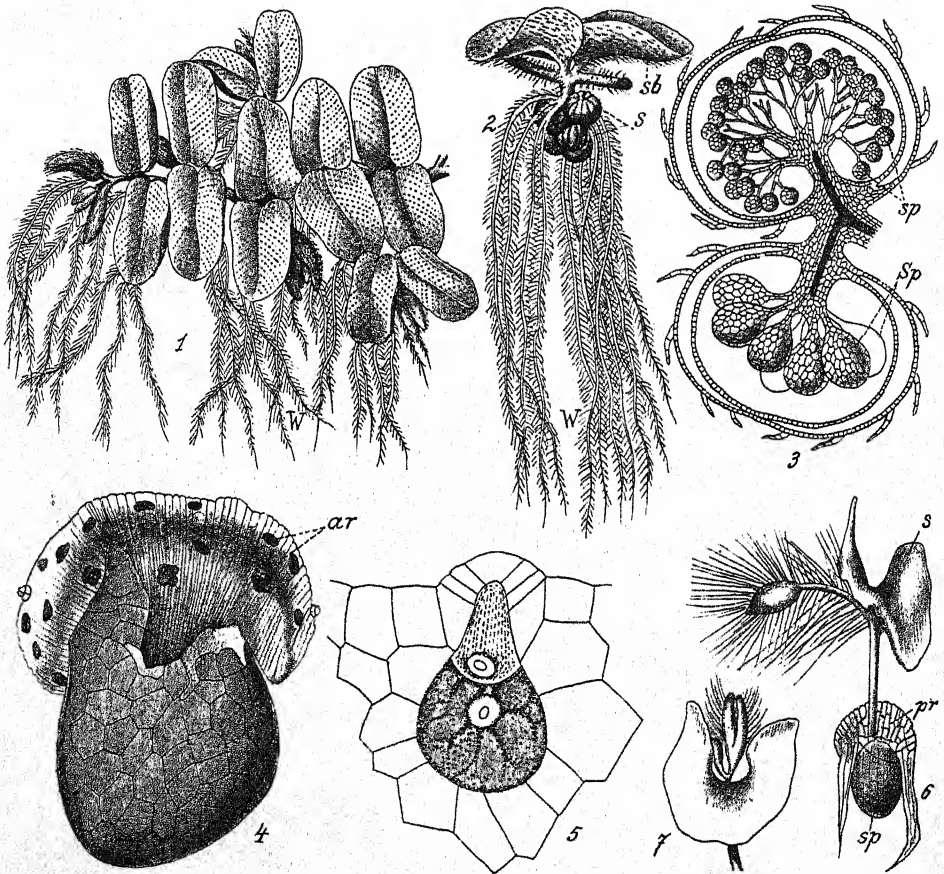


Abb. 265. *Salvinia*aceae. — *Salvinia natans*. — Fig. 1. Ganze Pflanze; nat. Gr.; W Wasserblätter. — Fig. 2. Ein einzelner Blattwirtel, *sb* Schwimmblätter, W Wasserblatt, s Sporocarpium; etwas vergr. — Fig. 3. Längsschnitt durch einen Sorus mit Mikrosporangien (*sp*) und einen solchen mit Makrosporangien (*Sp*); 15fach vergr. — Fig. 4. Makrospore mit hervortretendem Prothallium, *ar* Archegonien; 72fach vergr. — Fig. 5. Noch nicht geöffnetes Archegonium; stark vergr. — Fig. 6. Keimpflanze; *sp* Makrospore, *pr* Prothallium, s Cotyledo; 20fach vergr. — Fig. 7. Oberer Teil einer Keimpflanze mit Cotyledo; 20fach vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Bischoff, 3 nach Luerssen, 4 bis 7 nach N. Pringsheim.

morphologisch und funktionell wurzelähnlich (Abb. 265, Fig. 2W). Echte Wurzeln fehlen. Sporocarpium in Gruppen an der Basis der Wasserblätter

Akad. Wien, 1882. — Mac Millan C., The funct. of the submerg. leav. of *Salv. nat.* Bull. Torr. Bot. Cl., XXIII., 1896; Bot. Gaz., XXII., 1896. — Shibata K., Stud. üb. d. Chemot. v. *Salvinia*-Spermatoz. Bot. Mag. Tokyo, XIX., 1905.

(Abb. 265, Fig. 2s), je einen Sorus enthaltend, der von einem gehäuseartigen Indusium umgeben ist. Jeder Sorus enthält nur Makrosporangien oder Mikrosporangien. Mikrosporangien kugelig, langgestielt, 64 Mikrosporen enthaltend; Makrosporangien kurzgestielt mit je einer Makrospore. Die männlichen Prothallien bilden zwei Antheridien aus, welche zusammen 6 bis 8 Spermatozoiden liefern (Abb. 181, Fig. 4).

Einzig Gattung: *Salvinia*.
S. natans in Europa und Asien.
 Mehrere Arten in den Tropen.
S. minima (Südamerika) häufig unter dem Namen *S. auriculata* in Gewächshäusern kultiviert.
 — Die Schwimmblätter aller Arten weisen auf der Oberfläche Einrichtungen auf, welche das Adhärieren der Luft bedingen und dadurch die Blätter vor dem Untergetauchtwerden schützen.

2. Familie: **Azollaceae**¹⁰²⁾. (Abb. 267.) Sehr zarte, kleine, geradezu moosähnliche, auf der Wasseroberfläche schwimmende, reich verzweigte Pflanzen. Blätter alternierend, auf der Oberseite des Stammes in zwei Reihen, tiefzweilappig, auf der Innenseite des Oberlappens mit Höhlungen, in denen regelmäßig *Anabaena*-Kolonien (S. 80) vorkommen. Wurzeln zahlreich, an der Unterseite der Stämmchen entspringend. Sporocarpien aus den unteren Lappen der ersten Blätter eines Seitenastes hervorgehend, zu zwei bis vier, von einem Lappen des Oberblattes umhüllt, je einen Sorus enthaltend und dieser entweder nur Mikrosporangien oder nur ein Makro-

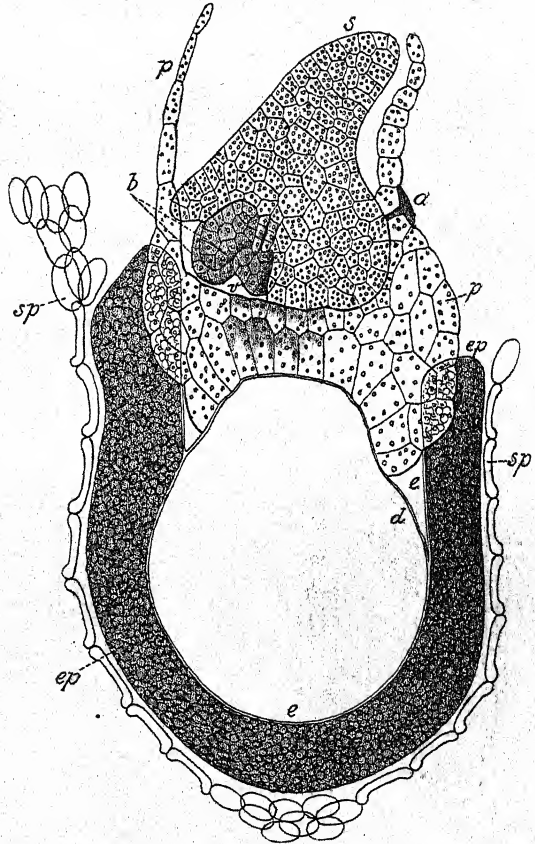


Abb. 266. Keimende Makrospore von *Salvinia natans*,
 sp Sporangiumwand, ep und e Wände der Spore,
 d Diaphragma, p Prothallium, a Archegoniumrest,
 s Cotyledo, v Sproßscheitel, b Blätter; 40fach vergr.
 — Nach N. Pringsheim.

¹⁰²⁾ Strasburger E., Über *Azolla*. Jena 1873. — Campbell D. H., Development of *Azolla filiculoides*. Ann. of Bot., VII., 1893. — Goebel C., Organographie, 2. Aufl., II., 1918. — Bernard C., A prop. d'*Azolla*. Rec. de trav. bot. Néerl., 1904. — Pfeiffer W. M., Different. of Sporoc. in *Azolla*. Bot. Gaz., XLIV., 1907.

sporangium führend. Mikrosporen in Ballen (Massulae) austretend, die sich oft mit hakenförmigen Organen (Glochidien) an die Makrosporenwand anhängen. Die Makrosporenwand bildet im oberen Teile drei bis neun luft-

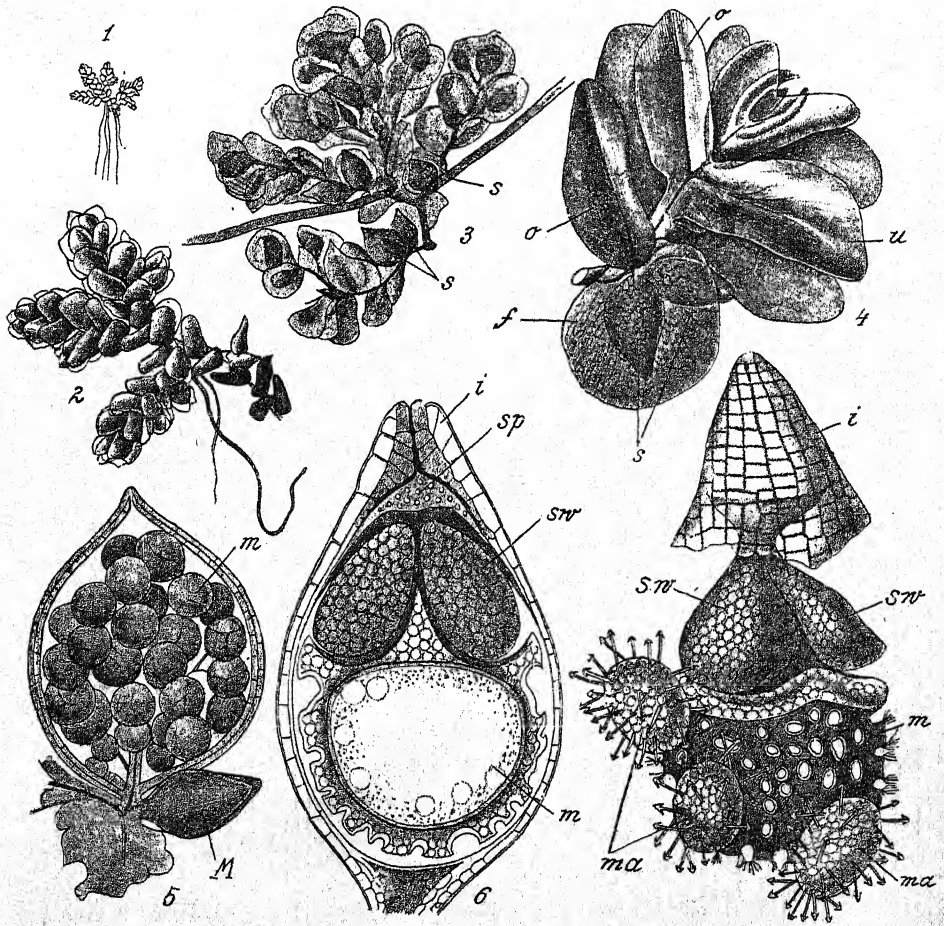


Abb. 267. Azollaceae. — Fig. 1. *Azolla caroliniana*; nat. Gr. — Fig. 2. Dieselbe; etwas vergr. — Fig. 3. *Azolla pinnata* von der Unterseite, *s* Sporocarpium; 6fach vergr. — Fig. 4 bis 7. *A. filiculoides*. — Fig. 4. Zweig von der Seite gesehen, *o* Ober-, *u* Unterlappen eines Blattes, *s* Sporocarpium, *f* flügelartige Verbreiterung des Oberlappens; 27fach vergr. — Fig. 5. Ein männliches (*m*) und ein weibliches (*M*) Sporocarpium; ersteres im Längsschnitte; 27fach vergr. — Fig. 6. Längsschnitt durch ein Makrosporangium; *i* Indusium, *sp* Sporangiumwand, *m* Spore, *sw* Schwimmkörper; 100fach vergr. — Fig. 7. Eine reife Makrospore, Bezeichnungen wie bei 6; *ma* Massulae; 100fach vergr. — Fig. 1 u. 2 Original, 3 bis 7 nach Strasburger.

erfüllte Schwimmkörper aus, die von einem als Schutzorgan fungierenden Reste des Indusiums und der Sporangienwand bedeckt sind (Abb. 267, Fig. 6 u. 7).

Azolla caroliniana in Amerika verbreitet, in Europa vielfach verwildert; *A. filiculoides* Amerika; *A. pinnata* paläotropisch. — Die Pflanzen bedecken oft stehende Wasseransammlungen ähnlich wie *Lemna*-Arten.

VII. Klasse. Cycadofilicinae¹⁰³⁾.

Charakteristik siehe S. 326¹⁰⁴⁾.

Ausschließlich aus Fossilien bekannte Pflanzengruppe der paläozoischen Ablagerungen. Da die Pflanzen, wie natürlich, in den Fossilien nicht in ganzen Exemplaren vorliegen, sind wir auf Rekonstruktionen angewiesen, bei denen Irrtümer unterlaufen können. Trotzdem dürfte in Anbetracht des reichen zur Untersuchung gelangten Materiales das Bild, das wir heute von den *Cycadofilicinae* entwerfen können, ein im großen und ganzen richtiges sein.

Die Klasse bildet einen überaus bemerkenswerten Übergang von den Pteridophyten zu den Gymnospermen, speziell von den eusporangiaten *Filicinae* zu den *Cycadinae*, und die Auffindung und Klarstellung dieser Gruppe zählt zu den wichtigsten Errungenschaften der phylogenetischen Forschung. Die *Cycadofilicinae* stimmen mit den eusporangiaten *Filicinae* im Baue und in der Gestalt der Trophophylle, im Baue der Mikrosporangien und der Mikrosporophylle, mit den *Cycadinae* im sekundären Dickenwachstum des Stammes und in den samenähnlichen Makrosporangien überein. Unter den *Filicinae* stehen sie den *Marattiales* am nächsten, weshalb auch lange Zeit die meisten hierher gehörenden Formen als *Marattiaceae* bezeichnet wurden; die *Marattiales* waren im Carbon, zur Zeit, als die *Cycadofilicinae* auftraten, reich gegliedert.

Die Annäherung der *Cycadofilicinae* an die Gymnospermen ist so stark, daß es erwägenswert ist, ob sie nicht direkt zu diesen gestellt werden sollen; es ist auch möglich, daß einzelne *Cycadofilicinae* sich als gewiß zu diesen gehörig erweisen werden. Unter Betonung der intermediären Stellung erscheint es derzeit noch besser, die *Cycadofilicinae* bei den Pteridophyten belassen, denen sie zweifellos in der Beschaffenheit der vegetativen Organe näher stehen. Es ist wahrscheinlich, daß eine Abtrennung der *Cycadofilicinae* von den Gymnospermen sich dadurch wird vornehmen lassen, daß bei den ersteren die Makrosporangien sich vor der Befruchtung von den Mutterpflanzen löstren und die Befruchtung, beziehungsweise Embryobildung dann erst erfolgte.

Die *Cycadofilicinae* dürften eine reiche Gliederung besessen haben; für den Ausbau eines Systemes reichen aber die vorliegenden Funde noch nicht aus.

¹⁰³⁾ *Cycadofilicinae* = *Cycadofilices* Potonié 1899 = *Pteridospermeae* Oliver et Scott 1904.

¹⁰⁴⁾ Potonié H., Lehrb. d. Pflanzenpaläontol., 1899; 2. Aufl. von W. Gothan, 1921. — Oliver F. W. and Scott D. H., On the struct. of the palaeoz. seed *Lagenostoma Lomaxi*. Phil. trans. Roy. Soc., CXCVII., 1904. — Kidston R., The fructific. of *Neuropt. het.* Phil. trans. Roy. Soc., CXCVII., 1904; On the Microsporang. of the Pteridosp. l. c., CXCVIII., 1906. — Scott D. H., The fern-like seed-pl. of the carbon. Flora. Result. scientif. Congr. intern. bot. Vienne 1905; The pres. posit. of palaeoz. Botany. Progr. rei bot., I., 1907 und die Literatur-Zusammenstellung von E. A. N. Arber daselbst; Stud. in foss. Bot. vol. II., 1909. — Potonié H., Abb. u. Beschr. foss. Pflanzenreste, bes. Liefg. IV., 1906. — Chodat R. in Verh. d. schweiz. naturf. Ges., 1908. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., II., 1909 und die Literaturübersicht daselbst. — Oliver F. W., On *Physostoma elegans*. Ann. of Bot., XXIII., 1909; and Salisbury E. J., On the struct. and affin. of the palaeoz. seeds of *Conostoma*. Ann. of Bot., XXV., 1911. — Arber E. A. N. in Handw. d. Naturw. IV., 1913. — Kubart B., Üb. d. *Cycadofil.* *Heterangium* u. *Lyginodendron*. Österr. bot. Zeitschr., 1914. — Seward A. C., Fossil plants, III., 1917.

Im allgemeinen lassen sich folgende gemeinsame Merkmale anführen (Abb. 268—270): Farnähnliche Pflanzen von vielfach ansehnlichen Dimen-

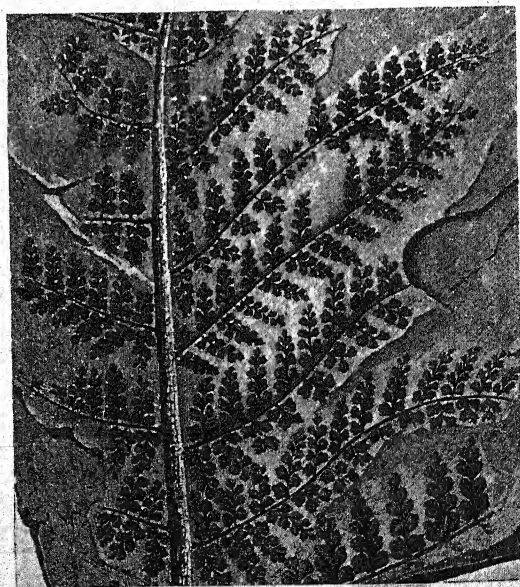
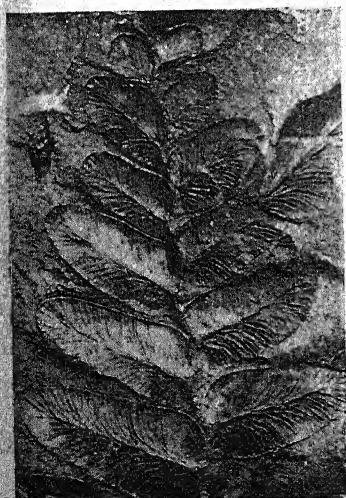


Abb. 268. *Cycadofilicinae*. — Fig. 1. Schliff durch ein Gesteinsstück mit Stammquerschnitten von *Lyginodendron heterangioides* (links) und *Heterangium alatum* (rechts). — Fig. 2. Blattstück von *Neuropteris callosa*. — Fig. 3. Blattstück von *Sphenopteris Hoeninghausi*. — Fig. 1 stark, 2 schwach vergr., 3 etw. verkl. — Fig. 1. Original nach Präparat v. Kubart, 2 nach Arber, 3 nach Brongniart.

sionen, mit nicht oder wenig verzweigten Stämmen mit sekundärem Dickenwachstume und mit großen, meist einfach oder mehrfach gefiederten Blättern. Mikrosporophylle den Trophophyllen ähnlich, mit zahlreichen eusporangiaten Mikrosporangien auf der Unterseite der Blattabschnitte oder an modifizierten Blatteilen. Makrosporophylle wahrscheinlich abweichend gebaut und weniger geteilt. Makrosporangien mit je einer Makrospore, diese nicht freigebend, sondern sie einschließend und mit ihr abfallend, daher im Baue den Samenanlagen der Gymnospermen sehr ähnlich. Nucellus der Samenanlage von einem Integumente umgeben, im oberen Teile eine „Pollenkammer“ bildend; überdies häufig von einer cupulaähnlichen Hülle umgeben.

Ob Übertragung der Mikrosporen zu den Makrosporen immer durch den Wind erfolgte, ist nicht sicher, aber möglich; ebenso kann aber auch die Befruchtung in der Weise erfolgt sein, daß die Mikrosporen in das Wasser oder auf den feuchten Boden fielen und die freiwerdenden Spermatozoiden schwimmend zu den Makrosporen gelangten; Befruchtung höchstwahrscheinlich durch Spermatozoiden und zwar in den am Boden oder im Wasser liegenden „Samenanlagen“. Embryobildung vermutlich in den am Boden liegenden Makrosporen.

Am besten bekannt sind bisher zwei Gruppen:

A. *Lyginodendreae*.

Als Typus kann *Lyginodendron*, speziell *L. Oldhamium* gelten. Pflanze vom Habitus eines Baumfarnes. Stämme mit Mark, primären zentripetalen Xylembündeln und außerhalb derselben mit Holzring ohne Jahresringe, mit Cambium und Rinde (als isoliertes Fossil früher als *Lyginodendron* im eng. S. beschrieben; vgl. Abb. 268, Fig. 1), Adventivwurzeln (früher *Caloxylon*) treibend. Blätter 2—3fach gefiedert (vgl. Abb. 268, Fig. 3; früher *Sphenopteris*, die Blattstiele *Rachiopteris*); Samenanlagen (früher *Lagenostoma*, Abb. 269, Fig. 1, 2; Abb. 270, Fig. 4—6) von einer oben in Zipfel geteilten „Cupula“ (Abb. 270, Fig. 4—6 c) eingehüllt, mit einem oben 9 Kammern aufweisenden Integumente (Abb. 270, Fig. 5) und einer Pollenkammer (Abb. 270, Fig. 4), in welche eine kegelförmige Verlängerung hineinragt. Die Kammern des Integumentes

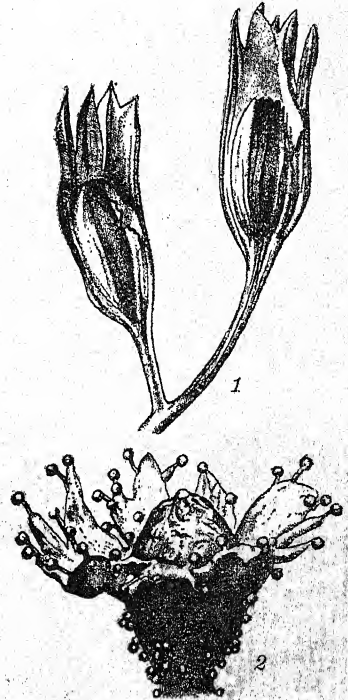


Abb. 269. *Cycadofilicinae*. — Fig. 1. Zwei Samenanlagen von *Lagenostoma Sinklairii*. — Fig. 2. Rekonstruktion der Samenanlage mit Cupula (der Rand desselben mit Stieldrüsen) von *Lagenostoma Lomaxi*. — Fig. 1 nach Scott, Fig. 2 nach Arber.

spielten vielleicht eine ähnliche ökologische Rolle wie die Schwimmkörper der *Azollaceae*. Ob die früher als *Crossotheca* beschriebenen Reste als Mikro-

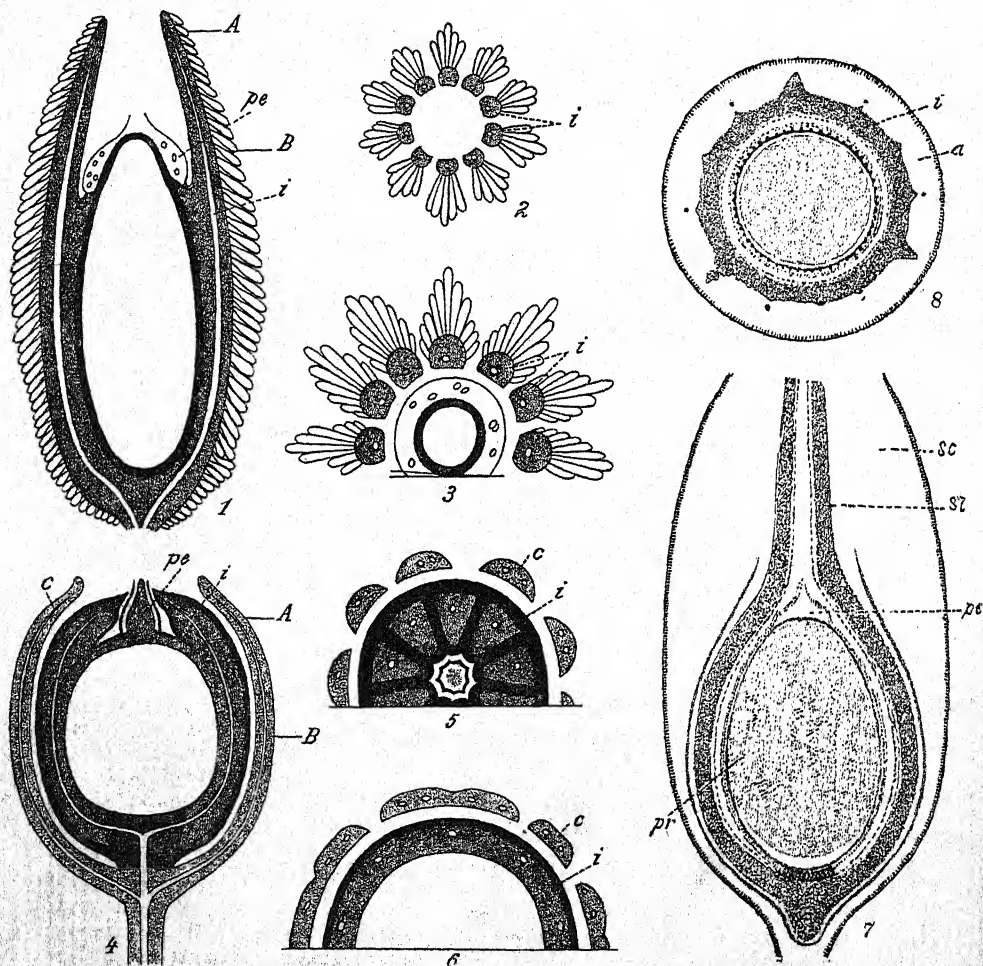


Abb. 270. *Cycadofilicinae*. Schematische Darstellung von Samenanlagen. — Fig. 1–3. *Physostoma elegans*; Fig. 1 medianer Längsschnitt, *i* Integument, *pe* Pollenkammer; Fig. 2 Querschnitt entsprechend der Stelle *A* in Fig. 1, die Lappen, in welche das Integument geteilt ist, zeigend; Fig. 3 Querschnitt entsprechend der Stelle *B* in Fig. 1. — Fig. 4–6. *Lagenostoma Lomaxi* (zu *Lyginodendron* gehörig); Fig. 4 medianer Längsschnitt, *pe* und *i* wie in Fig. 1, *c* Cupula; Fig. 5 Querschnitt durch die Zone *A*, die Kammern des Integumentes (*i*) und die Endlappen der Cupula (*c*) zeigend; Fig. 6 Querschnitt durch die Zone *B*. — Fig. 7–8. *Trigonocarpus Parkinsoni*; Fig. 7 medianer Längsschnitt; Fig. 8 Querschnitt; *pe* Pollenkammer, *sa* fleischiger, *sc* harter Teil der Hülle. — Vergr. — Fig. 1–6 nach Oliver, Fig. 7 u. 8 nach Scott.

sporophylle hierher gehören, ist nicht sicher. *Lyginodendron* nahestehend, aber wohl primitiver und mit ihm durch Übergänge verbunden ist *Heterangium*

(Abb. 268, Fig. 1), dessen Stämme kein ausgesprochenes Mark aufweisen. Als sterile Wedel gehören hierher *Diplotonema*, als Samenanlagen *Sphaerostoma*.

B. *Medulloseae*.

Im Stamme mehrere Stelen, deren jede Dickenwachstum besitzt. Zu *Medullosa* gehören wahrscheinlich Blattstiele, die als *Myeloxylon*, Blätter, welche als *Neuropteris* (Abb. 268, Fig. 2) und *Alethopteris*, Samen, die als *Trigonocarpon* (Abb. 270, Fig. 7 u. 8) beschrieben werden.

Gruppe B steht den Gymnospermen, speziell den *Cycadinae* näher als Gruppe A.

Außerdem zahlreiche Reste, die weiteren Gruppen angehören dürften, so *Calamopityeae*, *Cladoxyleae*, *Cycadoxyleae*, *Protopytyeae* u. a.

Samen, bzw. Samenanlagen: *Physostoma* (Abb. 270, Fig. 1—3), *Conostoma*, *Pachytesta* u. a.

II. Abteilung. Anthophyta¹⁰⁵⁾, Blütenpflanzen¹⁰⁶⁾.

Aus den Ausführungen auf S. 259—279 ergibt sich, daß unter dem Namen *Anthophyta* eine große Anzahl hochentwickelter Pflanzen zusammengefaßt wird, welche zweifellos in genetischen Beziehungen zu den Archegoniaten, speziell zu den Pteridophyten stehen, die aber durch so auffallende Eigentümlichkeiten von diesen abweichen, daß sie schon frühzeitig als von ihnen verschieden aufgefaßt wurden.

¹⁰⁵⁾ Andere gebräuchliche Namen für diese Pflanzengruppe sind: *Phanerogamae*, *Spermatophyta*, *Siphonogamae*, *Endoprothallatae*, *Embryophyta siphonogama*, Samenpflanzen. Der Name *Phanerogamae* charakterisierte die Gruppe im Gegensatz zu den Kryptogamen, die (vgl. S. 62) aus deszendenztheoretischen Gründen als einheitliche systematische Gruppe nicht mehr aufgefaßt werden können. Die Anwendung des Namens *Spermatophyta* ist mißlich wegen der Verwendung des Wortes Sperma für die männlichen Fortpflanzungszellen, während der Name *Spermatophyta* eine Übersetzung des Wortes „Samenpflanzen“ sein sollte. Den übrigen Namen gegenüber besitzt der sehr bezeichnende A. Braunsche Name *Anthophyta* die Priorität.

¹⁰⁶⁾ Allgemeine Literatur über Morphologie, speziell Blütenmorphologie der Anthophyten: De Candolle A. P., *Organographie vég.* Paris 1827. — Payer J. B., *Organogénie comparée de la fleur.* Paris 1857. — Hofmeister W., *Allgemeine Morphologie der Gewächse.* Leipzig 1868. — Eichler A., *Blütendiagramme.* Leipzig 1875 und 1878. — Engler A., *Natürl. Pflanzenfam.*, II. Teil, 1. Abt., S. 8 bis 183, 1889. — Pax A., *Allgemeine Morphologie.* Stuttgart 1890. — Goebel K., *Vergleichende Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorg.* in Schenks Handbuch, III, 1, Breslau 1883; *Organographie der Pfl.*, 1898 bis 1901; 2. Aufl., 1913 bis 1922, wird fortg. — Coulter J. M. and Chamberlain Ch., *Morph. of Spermatoph.*, 1903. — Velenovský J., *Vergl. Morphol. d. Pfl.*, I—III, 1905 bis 1910; Suppl. 1913. — Johannsen W. u. Warming E., *Lehrb. d. allg. Bot.* 1909. — Wiesner J. u. Fritsch K., *Organographie u. Syst. der Pflanzen*, 3. Aufl. Wien 1909. — Fitting H., Jost L., Schenck H. u. Karsten G., *Lehrb. d. Bot.*, 15. Aufl., 1921. — Die wichtigsten allgemein systematischen Werke über Anthophyten, die deshalb auch im folgenden bei den einzelnen Gruppen nicht zitiert werden, sind: De Candolle A. P. et A., *Prodromus syst. nat.* 1824—1874. — Endlicher St., *Genera plant. sec. ord.* nat. Wien 1836—1840. — Bentham G. et Hooker J. D., *Genera plantarum*. 3 Vol. London

Der wesentlichste Unterschied zwischen den Anthophyten und den Archegoniaten liegt darin, daß bei den ersteren der Generationswechsel insoferne verdeckt ist, als die geschlechtliche Generation physiologisch ganz unselbständig ist und morphologisch nur als ein Teil der ungeschlechtlichen Generation erscheint.

Schon bei den Archegoniaten läßt sich die allmählich zunehmende Reduktion des Gametophyten und die Übertragung des sexuellen Dimorphismus der Organe desselben auf den Sporophyten verfolgen. Bei den Anthophyten werden die Fortpflanzungsorgane des Sporophyten zu sexuellen Organen, in denen die Reste des Gametophyten noch nachweisbar sind; der letztere aber verschwindet damit als morphologisch selbständiges Entwicklungsstadium.

Auf S. 275—279 wurde schon dargelegt, womit dieses Zurücktreten der geschlechtlichen Generation, des Gametophyten, zusammenhängt. Es wurde gezeigt, daß die Pflanze bei fortschreitender Entwicklung in bezug auf den Modus der sexuellen Fortpflanzung vollständig unabhängig von der Gegenwart liquiden Wassers wurde. Dies bedingt nun eine Reihe spezieller Einrichtungen an den zu sexuellen Organen gewordenen Makro- und Mikrosporen und den sie ausbildenden Teilen der Pflanze, welche mit Rücksicht auf diese speziellen Einrichtungen auch andere Namen erhielten. So nennen wir die Sporangien Samenanlagen und Pollensäcke; es kommt zu einer anderen Art des Befruchtungsvorganges, an die Stelle der Befruchtung durch im Wasser schwimmende Spermatozoiden tritt die Befruchtung durch den Pollenschlauch; es entwickeln sich oft Blätter, welche zum Teil dem Schutze der Geschlechtsorgane dienen, zum Teil eine, wenigstens mittelbare, Rolle bei der Übertragung der männlichen Organe auf die weiblichen spielen und zusammen mit den die Geschlechtsorgane tragenden Teilen an dem Aufbaue der Blüten Anteil nehmen.

Die für alle Anthophyten charakteristischen Blüten sind Sprosse oder Sproßteile, welche die geschlechtliche Fortpflanzungsorgane ausbildenden Blätter oder Bildungen, welche mittelbar auf diese zurückzuführen sind, tragen¹⁰⁷⁾. Diese Sprosse haben mit wenig Ausnahmen begrenztes Wachstum und tragen zumeist außer den die Sexualorgane produzierenden Teilen den eben erwähnten Zwecken angepaßte und darum von den Laubblättern verschiedene Blätter, die Blütenhüllblätter (Perianthium).

1862—1883. — Baillon H., Histoire des plantes. 13 Vol. Paris 1867—1894. — Engler A. und Prantl K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1889—1903 und Nachtr. — Engler A., Das Pflanzenreich. Seit 1900 erscheinend. — Lotts J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., III. Bd., 1911. — Bonnier G. et Sablon L. de, Course botanique. 1905. — Wichtigste Nachschlagewerke über die Namen der bisher beschriebenen Blütenpflanzen: Jackson B. D., Index Kewensis, I.—IV., 1893—1895; Suppl. 1—5, 1901 bis 1921. — Dalla Torre C. G. de et Harms H., Genera Siphonog. ad syst. Engl. conscripta. 1900—1907.

¹⁰⁷⁾ Bei dieser Art der Definition des Begriffes „Blüte“ sind Blüten charakteristisch für die Anthophyten; sie finden sich überdies unter den rezenten Pflanzen nur bei *Selaginella*.

Nicht nur in der stärkeren Differenzierung der der sexuellen Fortpflanzung dienenden und der diese begleitenden Blätter macht sich die entwicklungsgeschichtlich höhere Stellung der Anthophyten bemerkbar, sondern auch in der stärkeren morphologischen und histologischen Differenzierung der vegetativen Organe. (Ausnahmen vielfach bei extrem angepaßten Formen.) Der Aufbau der Organe geht nur selten mehr auf regelmäßige Teilungen einer Scheitelzelle zurück; ihre Anlagen sind Meristeme.

Wenn es auch möglich ist, die wesentlichsten Teile der Anthophyten auf Teile der Archegoniaten zurückzuführen, so sind doch insbesondere die mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Organe der ersteren von jenen der letzteren schon so verschieden geworden, daß es nicht nur einem alten Gebrauche entspricht, sondern auch sachlich gerechtfertigt erscheint, für die Organe der Anthophyten eine eigene Terminologie zu verwenden. Eine solche wurde auch infolge des Umstandes nötig, daß manche bei den Anthophyten wichtige Funktionen übernehmende Organe den Archegoniaten ganz fehlen oder bei diesen nur als untergeordnete Bildungen sich finden. Es sei darum an dieser Stelle eine kurze organographische Betrachtung der Blütenteile der Anthophyten eingeschaltet. Hierbei ist allerdings vorauszuschicken, daß sich manches von dem im Nachstehenden Gesagten nicht auf die Blüten aller Blütenpflanzen, sondern nur auf jene der Angiospermen bezieht.

Der an dem Aufbaue der Blüte Anteil nehmende Achsenteil ist zumeist stark verkürzt, dabei aber in der verschiedensten Art gestaltet; er wird Blütenboden (Torus, „Receptaculum“) genannt. Er ist zumeist kegelförmig oder wenigstens konvex und trägt im obersten Teile das Gynoeceum (oberständiges Gynoeceum; über die Bezeichnung Gynoeceum vgl. S. 397); nicht selten wird er konkav und trägt dann das Gynoeceum in der Aushöhlung, das dann entweder in gleicher Höhe oder tiefer als die Staubgefäße inseriert ist (mittelständiges Gynoeceum) oder mit dem zu einer becherförmigen Bildung gewordenen Blütenboden verwächst (unterständiges Gynoeceum). Die Blätter der Blütenhülle sind durchwegs von nahezu gleicher Beschaffenheit (homochlamydeische Blütenhülle, ihre Glieder werden häufig als Tepalen bezeichnet) und stehen dabei entweder in einem Wirtel (monochlamydeische Blütenhülle, Perigon) oder in zwei bis mehreren Wirteln (Pseudoperigon) oder aber die Blätter der Blütenhülle sind in Anpassung an verschiedene Funktionen verschieden (heterochlamydeische Blütenhülle); in letzterem Falle bezeichnet man die äußere Blütenhülle als den aus den Kelchblättern, Sepalen, bestehenden Kelch (Calyx) und die innere als die aus den Petalen bestehende Blumenkrone oder Corolle. Die den Blüten benachbarten Blätter nehmen nicht selten, bestimmten Funktionen (Schutz, Anlockung von Tieren etc.) entsprechend, eine von den Laubblättern verschiedene Beschaffenheit an: Hochblätter.

Die Blüten stehen an den vegetativen Sprossen terminal oder lateral, im letzteren Falle in der Regel in der Achsel von Trag- oder Deckblättern;

sie stehen einzeln oder in regelmäßigen und dabei bei verschiedenen Formen sehr verschiedenen Blütenständen oder Infloreszenzen. Bei vielblütigen Infloreszenzen kommt es nicht selten zu einer Arbeitsteilung zwischen den Blüten einer Infloreszenz, indem ganze Blüten jene Funktionen, die sonst einzelnen Blütenteilen zukommen, übernehmen.

Die den Mikrosporen der heterosporen Archegoniaten homologen Organe, die bei den Anthophyten männliche Fortpflanzungsorgane sind, nennt man Pollenkörner („Blütenstaub“). Sie entstehen in Pollensäcken (homolog den Mikrosporangien) auf den Pollen- oder Staubblättern, bzw. Staubgefäßen. Nur selten haben diese durch flächige Verbreiterung Ähnlichkeit mit vegetativen Blättern, meist zeigen sie einen stielartigen Träger (Filament, Staubfaden) und einen die Pollensäcke enthaltenden Teil, die Anthere (Staubbeutel). Die Pollensäcke verteilen sich in der Regel auf zwei Antherenhälften (Theca), die durch das Konnektiv miteinander verbunden sind.

In ihrem inneren Baue erinnern die Pollensäcke außerordentlich an die Sporangien der Archegoniaten, speziell der Pteridophyten, von denen sie ja auch abzuleiten sind (vgl. S. 272, Abb. 185). Sie zeigen eine Wand, eine vor der Reife der Pollenkörner sich auflösende Tapetumschicht und im Innern ein pollenbildendes („sporogenes“) Gewebe, in dessen Zellen die Pollenkörner zu vier (Reduktionsteilung) entstehen. Die Wand zeigt häufig (speziell bei den Angiospermen) eine Gliederung in die Epidermis (das Exothecium) und in eine darunter liegende Schicht, deren Zellen faserförmige Wandverdickungen aufweisen (Faserschicht, Endothecium); letztere übernimmt mechanische Funktionen beim Öffnen der Pollensäcke. Die Pollenkörner ähneln sehr den Sporen der Archegoniaten; ihre Haut zeigt eine äußere kutinisierte Schicht (Exine) und eine innere, aus Pektinstoffen gebildete Schicht (Intine). Skulpturen der Oberfläche, Auflagerung von Fetten auf dieselbe u. dgl. hängen vielfach mit der Verbreitung der Pollenkörner zusammen.

Die Gesamtheit der Staubblätter oder Staubgefäße einer Blüte bezeichnet man als Androeceum. In bezug auf Zahl und Stellung in einer Blüte, in bezug auf Form der Antheren, auf deren Öffnungsmodus, auf Form und Oberflächenbeschaffenheit der Pollenkörner herrscht größte Mannigfaltigkeit.

Die den Makrosporangien der heterosporen Pteridophyten homologen weiblichen Fortpflanzungsorgane der Anthophyten bezeichnet man als Samenanlagen (Ovulum, „Eichen“, „Samenknospe“). Die sie bildenden, den Makrosporophyllen homologen Blätter werden Fruchtblätter genannt. Sie sehen manchmal den Makrosporophyllen ähnlich (*Cycas*), werden aber zumeist \pm ganz zur Bildung von Samenanlagen verbraucht. In letzterem Falle entstehen manchmal wulst- oder blattartige Bildungen am Grunde der Samenanlagen (Fruchtwülste oder Fruchtschuppen) oder endlich es entstehen aus Blättern (Fruchtknotenblätter¹⁰⁸), Carpide, Carpelle)

¹⁰⁸⁾ Die gegenwärtig vielfach übliche Verwendung der Bezeichnung „Fruchtblatt“ für alle die Samenanlagen ganz oder teilweise umschließenden Bildungen beruht auf der

gehäuseartige Bildungen, welche die Samenanlagen umschließen (Fruchtknoten, Ovarium). Die Stellung der Samenanlagen auf oder in den Carpellern ist eine sehr verschiedene (Placentation); die Anheftungsstellen zeigen häufig eine histologische Differenzierung und werden Plazenten genannt.

Die Samenanlagen sind mit der Placenta durch einen oft stielartigen Teil, den Funiculus („Nabelstrang“) verbunden, welcher an der Chalaza in die Samenanlage übergeht. Sie sind in der Regel von 1—2 Hüllen (Integumente) umgeben, welche zumeist eine Öffnung, die Mikropyle, freilassen. Die Integumente entspringen am Grunde der Samenanlage und sind den Indusien der Pteridophyten vergleichbar; sie fehlen nur selten. Die Form der Samenanlagen ist eine überaus wechselnde: bildet die Achse der Samenanlage die gerade Fortsetzung des Funiculus, so nennt man sie atrop (orthotrop, geradeläufig); liegt der Funiculus der Samenanlage seitlich an, so heißt die Samenanlage anatrop (umgewendet, gegenläufig), in diesem Falle ist der Funiculus häufig längs der Raphe der Samenanlage angewachsen; gekrümmte Samenanlagen heißen kampylotrop (krummläufig).

Die Samenanlage besteht zunächst aus dem Nucellus (Keimgewebe, „Knospenkern“). Er zeigt bald eine histologische Differenzierung in die Wand und in ein zentrales Gewebe, das Archespor, welches wieder der Tapetumschicht homologe Zellschichten und das sporogene Gewebe bilden kann. Einzelne Zellen des letzteren teilen sich in der Regel in analoger Weise wie die Zellen im Innern eines Sporangiums in je 4 Zellen (Reduktionsteilung). Von den so gebildeten Zellen erfährt in jedem Nucellus in der Regel eine auffallende Weiterentwicklung. Diese eine Zelle, welche daher der Makrospore eines heterosporen Pteridophyten homolog ist (vgl. Abb. 273), liefert bei den Gymnospermen ein dem Prothallium homologes Gewebe, welches das primäre Endosperm genannt wird und Archegonien ausbildet; bei den Angiospermen wird sie zum Embryosack (Keimsack), in dem Zellteilungen vor sich gehen, welche eine Anzahl charakteristischer Zellen liefern. In dem der Mikropyle zugewendeten Teile des Embryosackes findet sich die Eizelle nebst zwei als Synergiden bezeichneten Zellen (alle drei bilden zusammen den „Eiapparat“); an dem der Chalaza zugewendeten Teile finden sich die Antipodenzellen, zumeist in der Zahl 3; in dem verbleibenden Teile des Embryosackes finden sich die zwei Polkerne (Zentralkerne, sekundäre Embryosackkerne), die nicht selten frühzeitig zu einem Kern verschmelzen. Ausführlicheres über den Bau des Embryosackes und über die Homologisierung desselben mit Teilen des archegonientragenden Prothalliums soll später bei Besprechung der Angiospermen mitgeteilt werden.

Die Gesamtheit der Samenanlagen tragenden Teile einer Blüte nennt man Gynoeceum¹⁰⁹. Die aus Carpellern gebildeten Organe der Blüten der

zum Mindesten nicht bewiesenen Anschauung, daß diese Bildungen den Makrosporophyllen homolog sind.

¹⁰⁹) Kraus G., Gynaeceum oder Gynoeceum? Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. XXXIX., 1907. — Das Wort ist von *γυνή* und *οἶκος* abzuleiten, nicht vom Stamme *γυναικ*.

Angiospermen werden auch als Stempel (Pistill) bezeichnet. Wenn mehr als ein Carpell in der Blüte enthalten sind, so sind sie entweder frei (apokarpes Gynoeceum) oder mehr minder miteinander verbunden (synkarpes Gynoeceum).

Die Blüten enthalten entweder nur männliche oder weibliche Fortpflanzungsorgane (eingeschlechtige, diklinische Blüten) oder sie enthalten beiderlei Organe (zwitterige, zweigeschlechtige, monoklinische Blüten). Im ersteren Falle finden sich männliche und weibliche Blüten auf verschiedenen Individuen (diöcisch, zweihäusig) oder auf demselben Individuum (monöcisch, einhäusig); Pflanzen mit Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten auf demselben Individuum nennt man polygam (vielehig) oder polyöcisch.

Die Befruchtung wird in allen Fällen dadurch eingeleitet, daß das Pollenkorn in seiner Gänze zum weiblichen Organe gelangt. Dies geschieht nur selten in der Art, daß die Antheren mit empfängnisfähigen Stellen der Fruchtblätter in direkte Berührung kommen. Zumeist werden die Pollenkörner durch den Wind (anemogame oder windblütige Pflanzen) oder durch Tiere (zoogame Pflanzen), ab und zu durch das Wasser (hydrogame Pflanzen) zu den empfängnisfähigen Stellen gebracht. Mit Anpassungen an diese Arten der Pollenübertragung hängt auch die morphologische Ausgestaltung der Blüten und ihrer Teile zusammen. Bei anemogamen Pflanzen finden sich in den Blüten außer den Geschlechtsorgane tragenden Blättern zumeist nur solche, die dem Schutze jener dienen. Pollen wird in großer Menge produziert, er ist relativ leicht und nicht kohärent; an den Pistillen finden sich Einrichtungen, die dem Auffangen der Pollenkörner dienen. Bei zoogamen (entomogamen, insektenblütigen oder ornithogamen, vogelblütigen) Pflanzen finden sich Einrichtungen, welche ein Anlocken der Tiere (bunte Korollen, Nektarien, Futtergewebe, Duftstoffe absondernde Organe etc.) bezwecken, ferner oft solche, welche einen Besuch durch ganz bestimmte Tiere gewährleisten. Der Pollen ist zumeist klebrig und wird oft durch recht komplizierte Einrichtungen auf bestimmte Stellen des tierischen Körpers gebracht. Die Anpassung an die Übertragung des Pollens durch den Wind erfolgte früher, weshalb die entwicklungsgeschichtlich tiefer stehenden Anthophyten (z. B. die Gymnospermen) anemogam sind; die Anpassung an die Übertragung durch Tiere trat erst viel später ein und äußert sich in der zunehmenden Ausgestaltung der Blüten bei den höheren Anthophyten (Angiospermen). Dies schließt natürlich nicht aus, daß in manchen Fällen wieder sekundär eine Anpassung an die Windbestäubung eintrat¹¹⁰⁾.

¹¹⁰⁾ Literatur über Blütenökologie: Sprengel Ch. K., Das entdeckte Geheimn. d. Natur im Bau u. in der Befruchtung der Blumen, 1793. — Hildebrand F., Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867. — Delpino F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno veget. Milano 1868—1870. — Müller H., Die Befruchtung d. Blumen durch Insekten u. d. gegenseitige Anpassung beider, Leipzig 1873; Alpenblumen, ihre Befruchtung etc., 1881. — Darwin Ch., The Effects of cross and self fertil., 1876; On the var. contriv. by which Orchid. are fertil., 1877; The diff. forms of flow. on pl.,

Bei den einfachsten Anthophyten, den Gymnospermen, gelangt das Pollenkorn bei der Befruchtung direkt auf die Samenanlage, und zwar durch die Mikropyle oft in eine Aushöhlung des Nucellus, welche Pollenkammer genannt wird (vgl. z. B. Abb. 275, Fig. 1). Bei den Angiospermen kann das Pollenkorn, da die Samenanlage vom Fruchtknoten umhüllt wird, nicht direkt zur Samenanlage gelangen; dem Auffangen der Pollenkörner dient ein Teil des Carpells, welcher Narbe (Stigma) genannt wird und diesem Zwecke entsprechende Einrichtungen aufweist. Die Narbe wird häufig von einer stielartigen Verlängerung des Carpells getragen, dem Griffel (Stylus). An der Bildung der Narbe und des Griffels können auch mehrere Fruchtknotenblätter beteiligt sein.

Der Befruchtung gehen Teilungen im Innern der Pollenkörner voraus. Es entstehen bei den Gymnospermen mehrere, bei den Angiospermen eine vegetative Zelle, welche — da das ganze Pollenkorn der Mikrospore homolog ist — den vegetativen Zellen des männlichen Prothalliums der heterosporen Pteridophyten entsprechen (Abb. 181). Es entstehen ferner in jedem Pollenkorne mindestens zwei sexuelle (generative) Zellen, respektive Kerne, welche den Spermatozoiden in den Antheridien der Pteridophyten homolog sind. Bei den meisten Gymnospermen geht überdies noch der Bildung dieser beiden Zellen eine Zellteilung voraus, welche (vgl. die Bildung der Zelle *w* in Abb. 181, Fig. 7b und 8) in auffallender Weise an Vorgänge bei der Antheridienbildung erinnert. Bei dem Befruchtungsakte werden die zwei generativen Kerne durch die sich öffnende Membran des Pollenkornes entlassen. Bei den einfachsten Anthophyten (*Cycadinae*, *Ginkgoinae*) gelangen dabei diese zwei Zellen als bewimperte Spermatozoiden schwimmend zur Eizelle; die hierzu nötige Flüssigkeit wird von der Samenanlage ausgeschieden. Bei den übrigen Gymnospermen und den Angiospermen treibt das Pollenkorn bis zur Eizelle eine schlauchartige Verlängerung, den Pollenschlauch, der erst in unmittelbarer Nähe der Eizelle sich öffnet und die beiden Spermakerne entläßt. Bei den Angiospermen erreicht der Pollenschlauch oft eine sehr bedeutende Länge, da er durch die Narbe, den Griffel und eventuell noch durch Teile des Fruchtknotens hindurchwachsen muß,

-
1877. — Lubbock J., Blumen und Insekten in ihrer Wechselbeziehung. Deutsche Übers., Berlin 1877. — Kerner A., Das Pflanzenleben, 2. Bd., 1. Aufl., Leipzig 1891, 2. Aufl., 1897. — Loew E., Blütenbiologische Floristik des mittl. u. nördl. Europa, Stuttgart 1894; Einführung in die Blütenbiologie, Berlin 1895. — Ludwig F., Lehrb. der Biologie, Stuttgart 1895. — Knuth P., Handbuch der Blütenbiologie, 2. Aufl., Leipzig 1898–1905. — Plateau, Nouv. rech. s. l. rapp. ent. l. ins. et l. fl. Mem. Soc. zool. France, 1899. — Giltay, Üb. d. Bed. d. Krone b. d. Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904 u. 1905. — Kirchner O. v., Loew E. und Schröter C., Lebensgesch. d. Blütenpflanzen Mitteleur. 1908 etc. — Kirchner O., Blumen und Insekten, 1911. — Porsch O., Neuere Unters. üb. Insektenanlockungsmittel. Mitt. d. naturw. Ver. Univ. Wien 1909; Methodik d. Blütenbiologie in Abderhalden, Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden, 1922. — Schnarf K., Vergl. Charakt. d. Vogelbl. Jahresb. d. Gymn. Wien, VI. Bez., 1912–1913. — Neger Fr. W., Biologie d. Pfl. auf exp. Grundl. 1913. — Werth E., Überbl. üb. d. Gesamtfir. d. Ornithoph., Botan. Jahrb., LIII., 1915. — Knoll F., Insekten u. Blumen. Heft 1, 1921.

um zur Eizelle zu gelangen. Näheres über den Befruchtungsvorgang enthalten die Abschnitte über die beiden Unterabteilungen der Anthophyten.

Die Befruchtung hat zunächst die Weiterentwicklung der Eizelle zum Embryo zur Folge. An dem der Mikropyle zugewendeten Teile bildet sich hierbei der Embryoträger aus. Der Embryo zeigt im fertigen Zustande in der Regel eine Gliederung in die Wurzelanlage (Radicula), in die Sproßanlage (Plumula) und in die Keimblätter (Cotyledonen) (Ausnahmen insbesondere bei Epiphyten, Parasiten und Saprophyten).

Mit dieser Weiterentwicklung der Eizelle gehen aber auch mehr oder minder weitgehende Veränderungen der ganzen Samenanlage Hand in Hand; es tritt Neubildung von Geweben und wesentliche Änderung der vorhandenen ein: die Samenanlage wird zum Samen. Dabei liefern die Integumente die Samenschale (Testa). Im Innern des Samens findet Speicherung von Reservestoffen in den Nährgeweben (Sameneiweiß, Albumen) statt; dieselben gehen entweder aus dem Nucellus hervor (Perisperm) oder aus dem „primären Endosperm“ der Gymnospermen oder endlich aus einem Gewebe, das bei den Angiospermen nach der Befruchtung im Embryosacke entsteht. Die beiden letzterwähnten Gewebe werden als Endosperm schlechtweg oder — im Gegensatze zum primären Endosperme der Gymnospermen — als „sekundäres Endosperm“ bezeichnet.

In manchen Fällen kommt Entwicklung der Eizelle zum Embryo ohne Befruchtung vor: Parthenogenese. Auch abnorme Weiterentwicklung von Nucellarzellen etc. zu Embryonen ist beobachtet worden (Nucellar-embryonen etc.).

Die Samen zeigen in bezug auf Form und Bau außerordentliche Mannigfaltigkeit, die zum Teil mit Anpassungen an verschiedene Arten der Samenverbreitung, mit Einrichtungen zur Erleichterung der Keimung etc. im Zusammenhange steht.

Manchmal wird die Samenanlage beim Heranwachsen zum Samen noch von einer weiteren, am Grunde der Samenanlage entspringenden Hülle, dem Samenmantel oder Arillus, umgeben.

Nach der Befruchtung erfolgt nicht bloß die Weiterentwicklung der Samenanlage zum Samen, sondern es gehen auch zumeist wesentliche Umgestaltungen der Fruchtblätter, bzw. Carpelle oder noch anderer Teile der Blüte vor sich. Die Gesamtheit der so entstehenden Bildungen bezeichnet man als Frucht. Der Bau der Früchte ist ein sehr verschiedener. Viele Eigentümlichkeiten sind gleichfalls als Anpassungen an die Verbreitung der Früchte, an das Ausstreuen und Verbreiten der Samen, an die Vorbereitung der Keimung usw. aufzufassen¹¹¹⁾. Fruchtbildung trotz unterbliebener Befruchtung und fehlender Samenbildung nennt man Parthenokarpie.

¹¹¹⁾ Literatur über Ökologie der Samen und Früchte: Hildebrand F., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873. — Huth E., Die Klettpflanzen mit bes. Berücksichtig. ihrer Verbreitung durch Tiere. Biblioth. botan., Heft 9. Cassel 1887. — Kerner A., Pflanzenleben, 2. Bd., 1. Aufl., Leipzig 1891, 2. Aufl., 1897. — Ludwig F.,

Außer der sexuellen Fortpflanzung durch Samen finden wir bei den Anthophyten die verschiedensten Arten vegetativer Fortpflanzung (wurzeltreibende Adventivknospen an Blättern, Stämmen, in Infloreszenzen und an Wurzeln, Ausläufer etc.). Insbesondere tritt vegetative Fortpflanzung manchmal ein, wenn die sexuelle unterdrückt wird.

Wie schon auf S. 261 erwähnt wurde, lassen sich die Anthophyten in zwei ganz wesentlich verschiedene Unterabteilungen einteilen, in die Gymnospermen und die Angiospermen. Die ersteren zeigen in vielfacher Hinsicht deutliche genetische Beziehungen zu den Pteridophyten.

Diese beiden Unterabteilungen unterscheiden sich vor allem durch folgende Merkmale (vgl. auch S. 261):

1. *Gymnospermae*. Samenanlagen niemals in ganz geschlossenen Fruchtknoten. Fruchtblätter die Samenanlagen offen tragend oder ganz oder nahezu ganz zur Bildung derselben aufgebraucht. Narben fehlen. Samenanlagen mit einem vor der Befruchtung ausgebildeten vielzelligen, dem Prothallium homologen Nährgewebe, dem primären Endosperm, in dem zumeist typische Archegonien entstehen. Die Pollenkörner enthalten unmittelbar vor der Befruchtung neben den sexuellen Zellen, respektive Kernen, noch mehrere vegetative Zellen, respektive Kerne. Die Übertragung der Pollenkörner auf die weiblichen Organe erfolgt fast stets durch den Wind. Blüten eingeschlechtig. Ausschließlich Holzpflanzen.

2. *Angiospermae*. Samenanlagen in geschlossenen Fruchtknoten. Narben vorhanden. Samenanlagen ohne typische Archegonien, mit einer Eizelle im Embryosack. Ein als Endosperm bezeichnetes Nährgewebe entsteht erst nach der Befruchtung. Die Pollenkörner enthalten neben den sexuellen Zellen, respektive Kernen, nur eine vegetative Zelle. Die Übertragung der Pollenkörner auf die weiblichen Organe erfolgt durch Vermittlung des Windes oder durch Tiere, nur selten durch Wasser. Blüten eingeschlechtig oder zwitтерig. Holzpflanzen oder krautige Pflanzen.

Lehrb. d. Biol. d. Pfl., Stuttgart 1895. — Wiesner J., Biol. d. Pflanzen, 2. Aufl., Wien 1902. — Spezielle Unters.: Steinbrinck C., Über ein Bauprinzip der aufspringenden Trockenfr. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1884 u. andere Arb. — Zimmermann A., Über mechan. Einrichtg. zur Verbr. d. Samen u. Früchte. Jahrb. f. wiss. Botan., 12. Bd. — Dingler H., Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. München 1889. — Vogler P., Verbreitungseindr. d. Schweiz. Alpenfl. Flora, 1901. — Sernander R., Entw. ein. Monogr. d. europ. Myrmekochoren, 1906. — Birger S., Üb. endoz. Samenverbr. d. Vögel. Sv. Bot. Tidskr., 1907. — Vgl. auch das auf S. 399 zitierte Werk von Kirchner, Loew und Schröter.

I. Unterabteilung. Gymnospermae¹¹²⁾, Nacktsamige¹¹³⁾.

Charakteristik vgl. die Vorseite.

Alle rezenten Gymnospermen sind Holzpflanzen. Ihre Stämme sind unverzweigt oder verzweigt, im letzteren Falle in der Regel monopodial aufgebaut und vielfach von großer Regelmäßigkeit der Verzweigung. Die Laubblätter überdauern zumeist mehrere Vegetationsperioden und zeigen dann xerophytische Struktur; sie sind in der Regel lederig, derb, nicht selten reduziert und schuppenförmig und dann geht ihre assimilatorische Tätigkeit zumeist zum Teile auf die peripheren Gewebe des Stammes über. Die Form der Laubblätter ist bei den einzelnen Klassen eine sehr verschiedene; während bei den *Cycadinae* sich relativ große gefiederte Blätter finden, sind jene der *Coniferae* vorherrschend schmal nadelförmig, jene von *Gnetum* gleichen durch ihre flächige Verbreiterung denen vieler dikotyler Pflanzen. Bei den *Cycadinae*, *Ginkgoinae*, *Coniferae* und den meisten *Gnetinae* finden sich in den Blattflächen unverzweigte oder dichotom (nur selten fiederig) verzweigte Leitbündel; *Gnetum* nähert sich auch durch den netzigen Leitbündelverlauf den Dicotyledonen.

Dimorphismus der vegetativen Blätter durch Ausbildung schuppenförmiger Niederblätter und assimilierender Laubblätter ist häufig. Die Stellung der Blätter ist zumeist eine schraubige; bei einem Teile der *Cupressaceae* und bei den *Gnetinae* herrschen quirlige oder gegenständige Blätter vor. Die Leitbündel der Gymnospermen sind in der Regel kollateral. Ihre Xyleme bestehen in weitaus den meisten Fällen vorherrschend oder ausschließlich aus Tracheiden; Holzgefäße treten bei

¹¹²⁾ = *Archispermae* Strasburger.

¹¹³⁾ Wichtigste allgemeine Literatur: Richard L. A., Comment. bot. de Cycad. et Conif. Stuttgart 1826. — Endlicher St., Synopsis Coniferarum. 1847. — Hofmeister W., Vergleichende Untersuchungen etc. Leipzig 1851. — Van Tieghem Ph., Anatom. comp. d. l. fleur fem. et d. fruits des Cycad., Conif. et Gnet. Ann. de sc. nat. Bot., ser. V., tom. 10, 1869. — Strasburger E., Die Befr. b. d. Conif., Jena 1869; Die Conif. u. Gnetac., Jena 1872; Die Angiospermen u. Gymnosp., Jena 1879; Histol. Beitr. IV., Jena 1892. — Pfitzer W., Unters. üb. d. Entw. d. Embr. d. Conif. Bot. Zeitg., 1871. — Goebel K., Grundzüge d. System. u. speziellen Pflanzenmorphol., Leipzig 1882; Organographie der Pflanzen, 2. Teil, 2. Heft, 1900–1901. — Goroschankin J., Zur Kenntn. d. Corpuscula bei d. Gymn. Bot. Zeitg., 1883. — Belajeff W., Zur Lehre v. d. Pollenschlauche der Gymn. Ber. d. deutsch. bot. Ges., IX., 1891 u. XI., 1893. — Eichler W. u. Prantl K. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II. 1. Leipzig 1889. — Coulter J. M., The origin of Gymnosperms and the seed habit. Botan. Gaz., vol. XXVI. — Campbell D. H., A university textbook of Botany. New-York and London 1902. — Coulter J. M. and Chamberlain Ch. J., Morphology of Spermatophytes. I. New-York and London 1903; Morphol. of Gymnosp. Rev. edit., 1917. — Oliver F. W., The ovules of the older Gymnosperms. Ann. of Botany, vol. XVII, 1903. — Porsch O., Üb. einig. neuere phyl. bem. Ergebn. d. Gametophytenerf. d. Gymn. Festschr. d. nat. Ver. Un. Wien, 1907. — Kirchner O. v., Loew E. u. Schröter C., Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleur., I. Bd. 1908. — Coulter J. M., Evolutionary tendenc. among Gymnosp. Botan. Gaz., XLVIII., 1909; Hist. of Gymnosp. Pop. Sc. Monthly., LXX., 1912. — Ernst A., Fortpfl. d. Gymnosp., Handw. d. Naturw., IV., 1913. — Vgl. auch die bei den einzelnen Klassen zitierte Literatur.

den *Gnetinae* auf. Für die Tracheiden der Gymnospermen ist das Vorkommen von Hoftüpfeln sehr charakteristisch. Die Leitbündel des Stammes sind ringförmig angeordnet; ihre Xyleme vereinigen sich zu einem im Innern das Mark umschließenden Holzkörper; ein die Xyleme mantelförmig umschließendes Cambium bewirkt sekundäres Dickenwachstum und damit zumeist „Jahresring“-Bildung. Bei einzelnen Cycadinen ist das primäre Cambium von relativ kurzer Tätigkeit; es treten in der Rinde sekundäre Cambien auf, welche sekundäre Holzbildung außerhalb des primären Holzkörpers veranlassen. Es dürfte dies als eine relativ ursprüngliche, an die *Cycadofilicinae* anknüpfende Eigentümlichkeit aufzufassen sein, während die analoge Holzbildung im Stamme kletternder *Gnetum*-Arten auch im Zusammenhange mit der Lebensweise dieser Formen stehen könnte. Die Leitbündel der Blätter sind jenen des Stammes ähnlich gebaut, in der Regel kollateral, nur bei manchen Cycadinen konzentrisch.

Sekretbehälter sind häufig, und zwar schleimführende bei den *Cycadinae*, Terpentinöl und Harz führende bei den übrigen Formen mit Ausnahme der *Gnetinae*. Eine Eigentümlichkeit der Blätter der meisten Gymnospermen sind Gewebe aus chlorophyllfreien Zellen, zum Teil mit zahlreichen Hoftüpfeln, welche die Leitbündel begleiten („Tracheidensäume“, Transfusionsgewebe).

Die Blüten der Gymnospermen sind von sehr verschiedenem, oft recht kompliziert erscheinendem Baue, weshalb deren Deutung vielfach zu Diskussionen Anlaß gegeben hat. Indem die Einzeldarstellung der Besprechung der einzelnen Klassen vorbehalten bleibt, sollen hier nur einige allgemein orientierende Bemerkungen eingeschaltet werden. Die Blüten, ebenso in der Regel die ganzen Infloreszenzen, sind eingeschlechtig; Andeutungen einer regelmäßigen Zwitterigkeit der Infloreszenzen finden sich unter den rezenten Formen nur bei den *Gnetinae*.

Von relativ einfacherem Bau sind die männlichen Blüten. Sie bestehen aus Pollenblättern, die schraubig oder quirlig an der Achse angeordnet sind und weisen sehr häufig am Grunde ein aus schuppenförmigen Niederblättern bestehendes, als Schutzorgan fungierendes Perianth auf (vgl. beispielsweise Abb. 308, Fig. 2; Abb. 309, Fig. 2). Die männlichen Blüten stehen entweder terminal an einem mit Laubblättern besetzten Sproß oder in den Achseln von Laubblättern; immer besitzen sie begrenztes Wachstum. Je nach der Beschaffenheit der Achse zeigen sie zapfen- oder „kätzchen“-artiges Aussehen. Die achselständigen männlichen Blüten sind sehr häufig zu razemösen Infloreszenzen vereinigt, was mit Rücksicht auf die analogen Verhältnisse bei den weiblichen Blüten hervorgehoben zu werden verdient.

Die einzelne männliche Blüte weist in der Regel zahlreiche Pollenblätter auf. Am größten ist die Zahl bei den *Cycadinae*, am kleinsten bei den *Gnetinae*, wo sie bis auf 1 sinkt. Die Pollenblätter sind entweder schuppenförmig, bzw. Laubblättern ähnlich und tragen zahlreiche Pollensäcke auf der Unterseite, die dann nicht selten — den Sporangien der Pteridophyten analog — noch in Soris stehen (viele *Cycadinae*), oder

sie sind schildförmig (*Zamia*, *Taxus*) oder sie nähern sich schon in der Form den Staubgefäßen der Angiospermen durch Reduktion in der Zahl der Pollensäcke bis auf zwei, durch stielartige Umbildung des basalen Teiles (Filament) und durch Rückbildung des Blattendes in einen kurzen schuppenförmigen Teil, der in der Regel im Knospenzustande die Pollensäcke der darüber stehenden Pollenblätter deckt. Die extremen Fälle mit zahlreichen (*Cycadinae*) und mit zwei Pollensäcken (*Gnetinae*) sind durch eine lückenlose Reihe von Zwischenformen miteinander verbunden. Bei *Torreya taxifolia* u. a. vollzieht sich überdies der Übergang während der Ontogenie. Am oberen Ende der Blüten bestehen die Pollenblätter nicht selten nur aus einzelnen Pollensäcken, d. h. sie werden nahezu ganz zur Bildung derselben aufgebraucht, was mit Rücksicht auf ähnliche Vorkommnisse bei weiblichen Blüten nicht unwichtig ist.

Die Pollensäcke öffnen sich je nach Form und Stellung der Pollenblätter in sehr verschiedener Weise (Längs- und Querrisse¹¹⁴), ihr Öffnen wird durch eigentümliche Einrichtungen der äußersten Schicht der Wand (nicht durch ein fibröses Endothecium, wie bei vielen Angiospermen) bewirkt. Die Verbreitung der Pollenkörner erfolgt durch den Wind, nur bei *Welwitschia*, *Ephedra campylopoda* und wahrscheinlich bei *Gnetum* durch Insekten.

Viel mannigfacher sind die morphologischen Eigentümlichkeiten der weiblichen Blüten. Zunächst ist es verständlich und entspricht durchaus den Verhältnissen bei den meisten anderen Pflanzen, daß die Zahl der Fruchtblätter in den weiblichen Blüten gewöhnlich kleiner als die Zahl der Pollenblätter in den männlichen Blüten ist.

Am klarsten sind die Verhältnisse bei den *Cycadinae*. Hier finden sich bei *Cycas* Teile des Hauptstammes, die mit Fruchtblättern besetzt sind; der Stammscheitel besitzt nicht begrenztes Wachstum, sondern entwickelt nach den Fruchtblättern wieder Laubblätter; die Blüte ist hier noch von sehr einfacher Form; sie erscheint nicht einmal als etwas morphologisch scharf umgrenztes. Die Fruchtblätter selbst zeigen an ihrem sterilen Endteile noch deutlich den fiederigen Bau der Laubblätter und tragen die Samenanlagen am Grund an den beiden Flanken (vgl. Abb. 280, Fig. 1 u. 2).

Bei den anderen *Cycadinae* stellen die weiblichen Blüten zapfenartige Gebilde mit begrenztem Wachstum dar, die terminal gestellt und den männlichen Blüten vollkommen analog gebaut sind. Sie bestehen nur aus schraubig angeordneten Fruchtblättern, die von den Laubblättern wesentlich abweichen, je zwei Samenanlagen rechts und links am Grunde des schuppen- oder schildförmigen Endteiles tragen (vgl. Abb. 277, Fig. 4 u. 5 u. Abb. 280, Fig. 8). Die Zurückführung dieser Fruchtblattform auf denselben Typus, dem die von *Cycas* angehören, bereitet keine Schwierigkeit.

Abgesehen von den *Cycadinae* stehen die weiblichen Blüten achselständig in den Achseln von Deckblättern, nur selten einzeln, meist zu Infloreszenzen vereinigt. Dabei sind in den allermeisten Fällen die vegeta-

¹¹⁴) Vgl. Goebel K. in Flora, Ergänzungsband 1902.

tiven Teile der Fruchtblätter stark (bis zum völligen Schwinden) rückgebildet, was verständlich erscheint, da die vegetativen Funktionen dieser Teile durch andere Organe (Deckblätter, Fruchtschuppen) übernommen werden können. Die einzelnen Blüten bestehen nur aus Fruchtblättern. Die Zahl der Fruchtblätter ist in jeder Blüte meist eine geringe (2 bei den

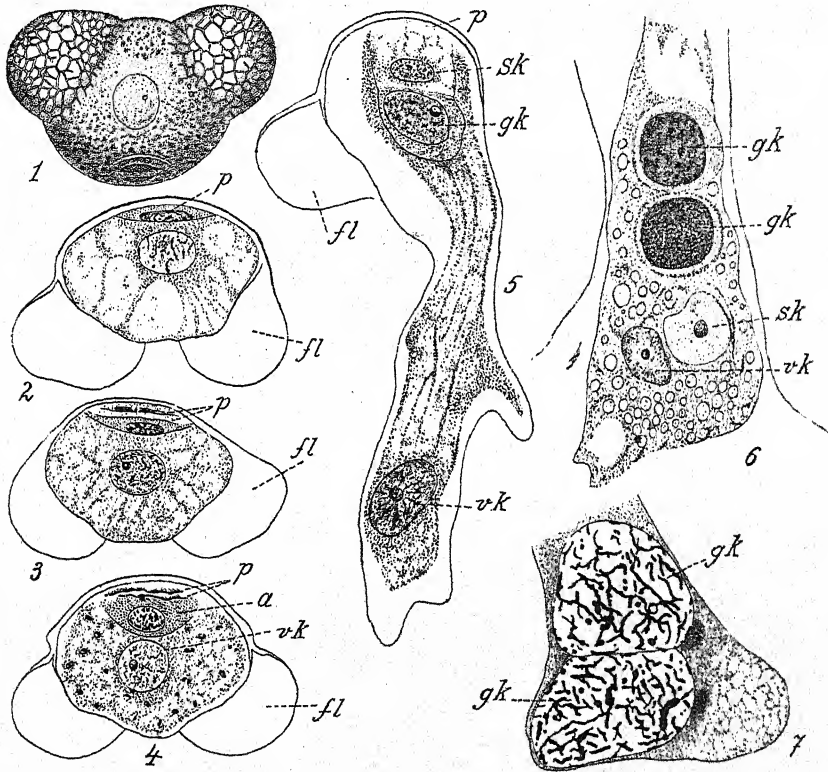


Abb. 271. Entwicklung des Pollenschlauches von *Pinus*. — Fig. 1. Pollenkorn von *P. sylvestris*; vergl. — Fig. 2–7. Pollenkorn von *P. Laricio* in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien. *p* reduzierte Prothalliumzellen, *a* antheridiale Zelle, *sk* Wandzelle resp. Wandzellkern, *vk* Pollenschlauchkern, *gk* generative Kerne (in Fig. 5 vor der Teilung), *fl* blasige Auftreibungen der Pollenkornwand. — In Fig. 5 erscheint der Pollenschlauch schon gebildet; in Fig. 6 sind die generativen Kerne in den Schlauch getreten, *sk* und *vk* in Desorganisation; Fig. 7 Ende des Pollenschlauches unmittelbar vor der Befruchtung. — Fig. 2–5 600fach, 6–7 500fach vergl. — Fig. 1 nach Luerssen, 2–7 nach Coulter und Chamberlain.

Ginkgoinae, bei den meisten *Abietaceae* und bei mehreren *Taxaceae*, 1 bei vielen *Taxaceae* und *Cupressaceae*, bei den *Auracarieae*, mehr als 2 bei den *Taxodioidae*, groß ist sie bei einzelnen *Cupressaceae*. Das Fruchtblatt selbst ist — wie schon erwähnt — nahezu ganz zur Bildung der Samenanlagen verbraucht, oder es erscheint noch als wallartiges Gebilde am Grunde der Samenanlagen. Bei den *Coniferae* kommt es vielfach zur Entstehung von

schuppenförmigen oder wulstförmigen Achsenbildungen zwischen Deckblatt und Samenanlage (Fruchtschuppen, Fruchtwülste) (vgl. Abb. 295).

Die weiblichen Infloreszenzen sind oft (z. B. *Abietaceae*, Mehrzahl der *Cupressaceae*) von zapfenartigem Aussehen und erinnern dann an die zapfenförmigen Einzelblüten der *Cycadinae*.

Vor der Befruchtung gehen im Pollenkorn mit großer Regelmäßigkeit Zellteilungen vor sich, die eine Homologisierung mit den Vorgängen in der keimenden Mikrospore der Pteridophyten zulassen.

Das Pollenkorn wird zunächst mehrzellig; es entsteht in allen Fällen eine vegetative Zelle mit dem vegetativen Kerne (Pollenschlauchkern) (Abb. 271, Fig. 4, 5 u. 6vk; vgl. auch Abb. 281 und eine „antheridiale“

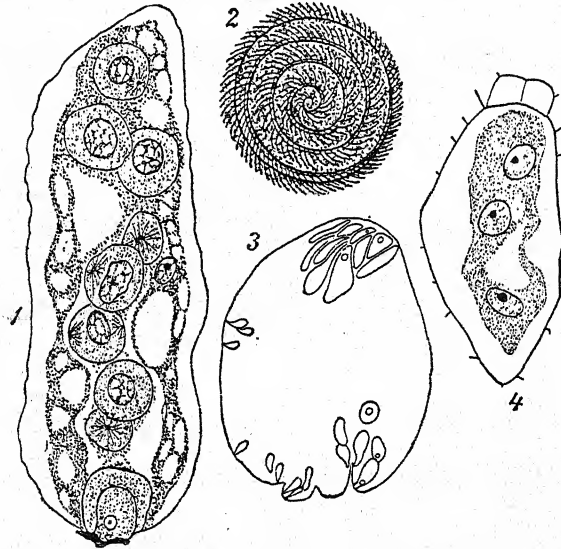


Abb. 272. *Microcycas calocoma*. — Fig. 1. Pollenschlauch, enthaltend 2 Prothallium- und 8 Körperzellen. — Fig. 2. Spermatozoid, von oben gesehen. — Fig. 3. Querschnitt durch das ♀ Prothallium mit zahlreichen Archegonien. — Fig. 4. Archegonium. — Nach Caldwell.

Zelle („Körperzelle“) (Abb. 271, Fig. 4'a) (8 bis 10 Körperzellen bei *Microcycas*, vgl. Abb. 272, Fig. 1). Überdies entstehen zumeist 1—2 Zellen (Abb. 271, Fig. 2—5 p), welche als Rudimente des Prothalliums sich deuten lassen und häufig bald rückgebildet werden. Die membranöse Abgrenzung der übrigen Zellen fehlt oder schwindet bald, so daß ihre Gegenwart nur durch die zugehörigen Kerne kenntlich ist. Die vegetative Zelle wird zum Pollenschlauche (Abb. 271, Fig. 5); die antheridiale Zelle gibt zunächst eine kleine vegetative Zelle („Stielzelle“ oder Wandzelle, beziehungsweise Stielzellkern oder Wandzellkern¹¹⁵), Abb. 271, Fig. 5 sk) ab und teilt sich hierauf in 2 Zellen, respektive Kerne, in die beiden genera-

¹¹⁵ Lotsy deutet diese Zelle als zweites reduziertes Antheridium und nennt sie daher „sterile generative Zelle“.

tiven Kerne oder Spermakerne, welche die Befruchtung vollführen (Abb. 271, Fig. 6 u. 7 *gk*). Bei den *Cycadinae* und *Ginkgoinae* gelangen diese 2 Kerne in polyziliaten Spermatozoiden zur Eizelle (bei *Microcyas* entsprechend der großen Zahl der Körperzellen bis 20 Spermatozoiden), bei allen anderen Gymnospermen fehlen Spermatozoiden. Bei *Taxus* ist der eine der beiden Spermakerne viel kleiner und geht zugrunde; Größendifferenzen zwischen den beiden Kernen überdies bei *Cephalotaxus Fortunei*, *Torreya* u. a. Mehr als die genannten Kerne finden sich im Pollenschlauche bei *Araucaria* (17—44), *Agathis* (bis 13), *Dammara robusta* (6—10), *Dacrydium*, *Podocarpus* u. a.; ob es sich hierbei um Vermehrung der Prothalliumzellkerne oder um reduzierte generative Kerne handelt, ist noch nicht in allen Fällen sichergestellt (vgl. Abb. 273 u. 274).

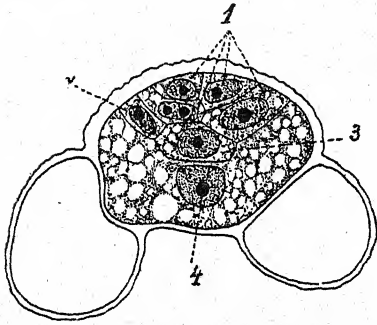


Abb. 273. Pollenkorn von *Podocarpus totarra Hallii*. — 1 Prothalliumzellen, 2 Wandzelle, 3 Körperzelle, 4 Pollenschlauchkern. — Nach Burlingame.

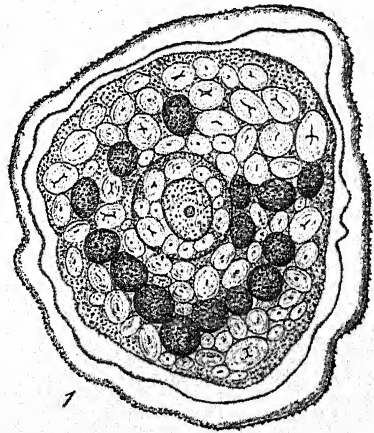


Abb. 274. Pollenkorn von *Araucaria Bidwillii*; in der Mitte ein großer Kern mit Störkehülle, ringsum 15 weitere Kerne. — Nach Lopriore.

Über die Homologisierung dieser Vorgänge mit jenen in den keimenden Mikrosporen der Pteridophyten vgl. S. 267 ff.

Die Samenanlagen der Gymnospermen zeigen in mehrfacher Hinsicht Ähnlichkeiten mit den Makrosporangien der Pteridophyten. Sie sind atrop oder anatrop und besitzen 1, seltener 2 Integumente. Das Integument ist häufig schlauchartig verlängert und fungiert dann als Pollen auffangendes Organ. In dem im Innern des Nucellus auftretenden sporogenen Gewebe verhält sich eine Zelle wie die Mutterzelle der Makrosporen; sie teilt sich in 4 Zellen (Reduktionsteilung). In dieser sich stark vergrößernden Zelle gehen freie Kernteilungen in großer Zahl vor sich; dieselben führen zu einem parenchymatischen Gewebe (homolog dem Prothallium), welches „primäres Endosperm“ oder geradezu Prothallium genannt wird und wenigstens in seinem der Mikropyle zugewendeten Teile Archegonien ausbildet

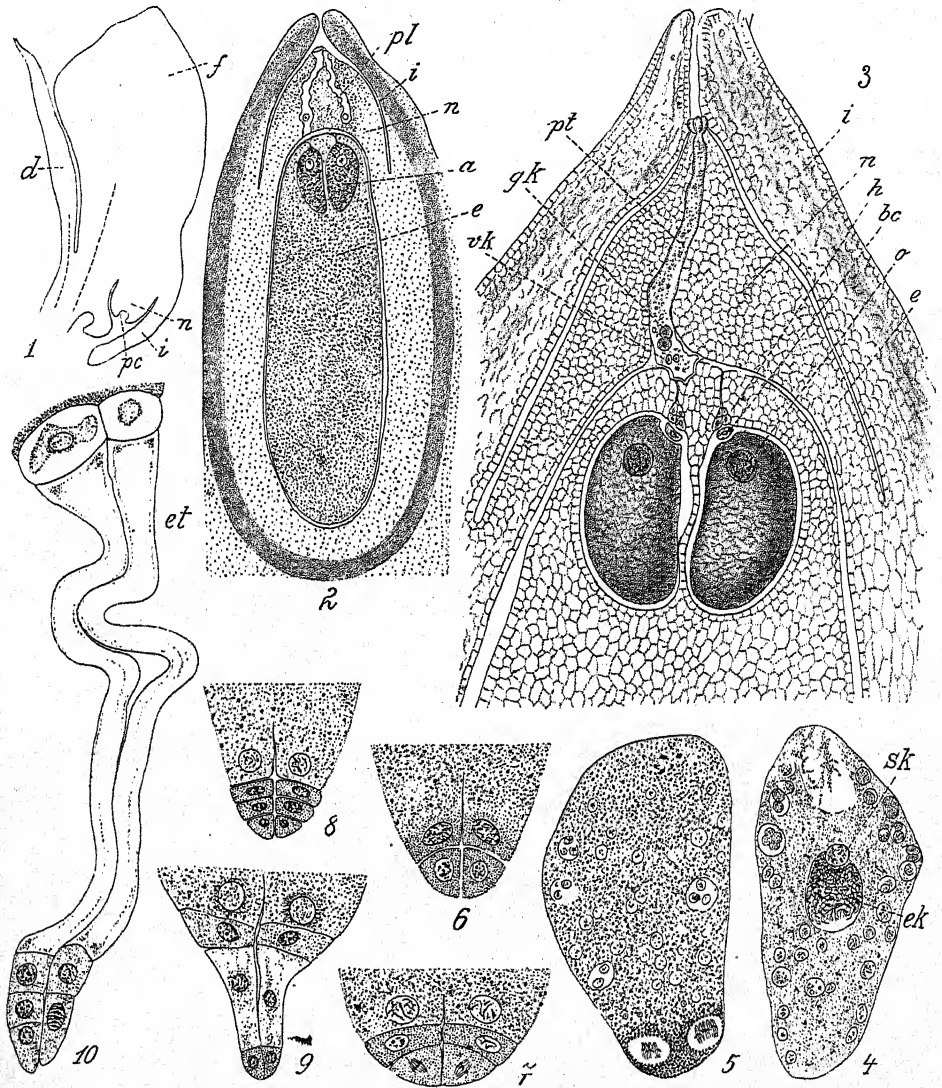


Abb. 275. Samenanlage, Befruchtung und Embryobildung von *Pinus*. — Fig. 1. Längsschnitt durch eine ♀ Blüte von *P. Laricio*; *d* Deckblatt, *f* Fruchtschuppe, *n* Nucellus, *i* Integument, *pc* Pollenkammer. — Fig. 2. Längsschnitt durch die Samenanlage von *P. Laricio*; *n*, *i* wie in Fig. 1, *e* primäres Endosperm (Prothallium), *a* Archegonium, *pt* Pollenschlauch. — Fig. 3. Oberster Teil der Samenanlage von *P. silvestris* im 2. Vegetationsjahre; *i*, *n*, *e* wie in Fig. 2, *o* Eizelle, *bc* Bauchkanalkern, *h* Halsteil des Archegoniums, *pt* Pollenschlauch, *gk* generative Kerne, *vk* vegetativer Kern. — Fig. 4. Eizelle von *P. silvestris* im Momente der Befruchtung; *ek* Eikern, *sk* Spermakern. — Fig. 5–10. Proembryobildung von *P. Laricio*; *et* Embryoträger. — Fig. 1 schwach, Fig. 2 14fach, Fig. 3 zirka 50 fach, Fig. 4 135fach, Fig. 5–10 zirka 100fach vergr. — Fig. 1, 2, 5–10 nach Coulter und Chamberlain, Fig. 4 nach Blackmann, Fig. 3 schem. nach Strasburger.

(*Cycadinae*, *Ginkgoinae*, *Coniferae*; vgl. Abb. 275, Fig. 2 u. 3). Bei einzelnen Formen (*Ginkgo* konstant, *Cycas* gelegentlich) ergrünt sogar das Prothallium und erlangt dadurch eine gewisse physiologische Selbständigkeit. In manchen Fällen unterbleibt die Gewebebildung, d. h. der feste Zusammenschluß der Zellen im oberen Teile des Endosperms (*Welwitschia*, *Gnetum Gnemon*) oder er unterbleibt sogar ganz (*Gnetum*-Arten). In den letzterwähnten Fällen kann auch die typische Archegonienbildung ausfallen und die Eizellen finden sich frei im oberen Teile des Endosperms. Die Zahl der Archegonien in einem Prothallium ist sehr verschieden (200 und mehr bei *Microcycas*, zumeist wenige [2—8], ein Archegonium nur bei *Torreya taxifolia*).

Die Archegonien (Abb. 272, Fig. 4; Abb. 275, Fig. 3; Abb. 313, Fig. 2) (früher Corpuscula genannt) sind jenen der Pteridophyten vollständig vergleichbar. Sie sind dem Endospermgewebe ganz eingesenkt, besitzen zumeist auffallend große Eizellen (Abb. 275, Fig. 3 o)¹¹⁶⁾, keine Bauchwand¹¹⁷⁾, einen kurzen Halsteil (*h*) ohne Halskanalzellen (Ausnahme bei *Microcycas*, wo ein Halskanalkern vorhanden ist, gelegentlich auch bei *Cephalotaxus*); dagegen wird die Bauchkanalzelle (*bc*) wie bei den Pteridophyten gebildet, wenn sie auch in der Regel nicht durch eine Membran abgegrenzt ist und daher nur durch den Bauchkanalkern repräsentiert wird. Der Halsteil des Archegoniums besteht bald nur aus 2, bald aus 4 Zellen, die durch Querwände zu ebensoviel Zellreihen werden können (2 Zellen bei *Cycadinae*, *Ginkgo*, *Cephalotaxus*; 2 und mehr Zellen bei den übrigen *Taxaceae* und bei den sonstigen *Coniferae*, zahlreiche Zellen bei *Ephedra*).

Zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit scheiden die Samenanlagen einen Flüssigkeitstropfen aus, der bei der Mikropyle heraustritt¹¹⁸⁾. An demselben bleiben die Pollenkörner haften. In dieser Flüssigkeit schwimmen die Spermatozoiden der *Cycadinae* und *Ginkgoinae* zu den Eizellen; diese Flüssigkeit spielt aber auch eine Rolle bei dem Eindringen der Pollenkörner in die Mikropyle, bzw. bei den *Cycadinae* und *Ginkgoinae* in die „Pollenkammer“, eine im oberen Teile des Nucellus befindliche Aushöhlung. Bei diesen beiden Klassen dient der in das Nucellargewebe eindringende Pollenschlauch zur Befestigung und Ernährung des Pollenkornes; bei den übrigen Formen leitet er die Spermakerne zu den Eizellen. Bei *Ephedra* und *Welwitschia* wachsen die Eizellen den Pollenschläuchen entgegen.

¹¹⁶⁾ Die größte bekannte Eizelle ist die von *Dioon*, welche 6 mm lang wird und einen Eikern von 500—600 μ Durchmesser enthält.

¹¹⁷⁾ Eine der Bauchwand ähnliche Bildung entsteht durch Entwicklung einer „Deckschicht“, welche in den Dienst der Ernährung der Eizelle tritt und entweder aus Prothalliumzellen (bei den *Cycadinae*, *Ginkgoinae* und einem großen Teil der *Coniferae*) oder aus in der Entwicklung zurückbleibenden Archegonanlagen entsteht (*Cupressaceae*, *Ephedra*) und dann einen ganzen Archegonkomplex einschließt.

¹¹⁸⁾ Strasburger E., Die Bestäubung der Gymnospermen. Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1870. — Schuhmann C. in Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb., XLIV., 1902. — Fuji K. in Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1903. — Porsch O., *Ephedra campylopoda*, eine entom. Gymn., Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1910.

Die Befruchtung besteht in der Verschmelzung des Spermakernes mit dem Eikerne (Abb. 275, Fig. 4). Sie erfolgt oft sehr lange nach der Bestäubung. Bis dahin befinden sich die Pollenkörner innerhalb des Integumentes eingeschlossen, welchem Zwecke verschiedene Verschlusseinrichtungen dienen¹¹⁹⁾. Nach der Befruchtung erfolgen in der Eizelle rege Kernteilungen; dieselben führen bei *Ginkgo* direkt zur Embryobildung (Abb. 275a, Fig. 1 u. 2);

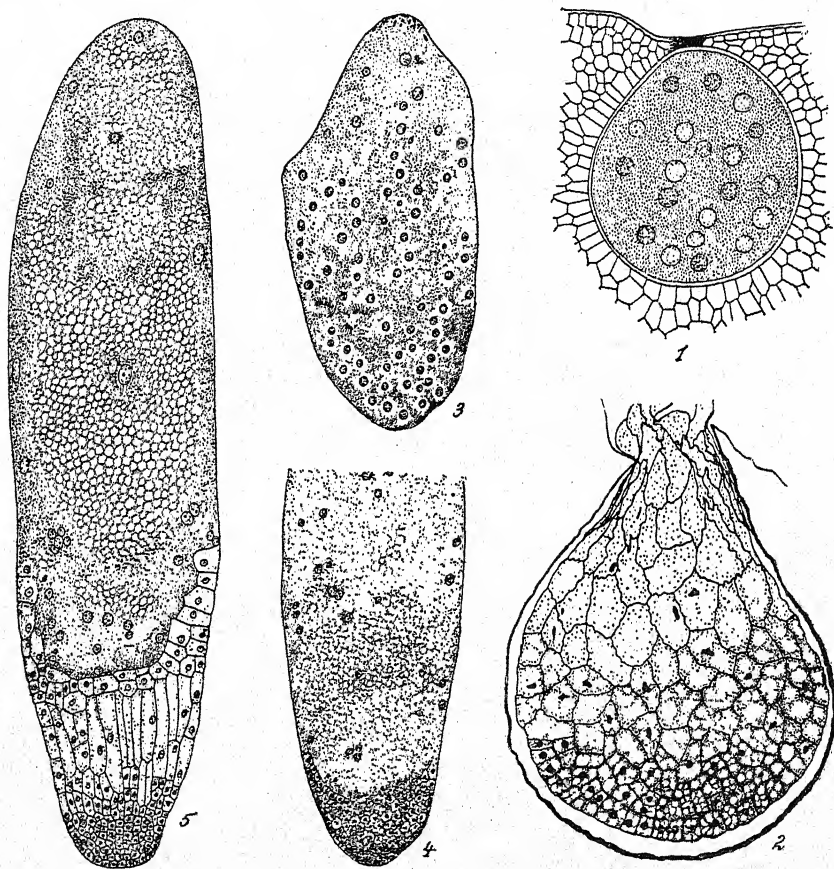


Abb. 275a. Embryobildung bei *Ginkgo* (Fig. 1 u. 2) und *Zamia* (Fig. 3–5). — Stark vergr.
— Nach Coulter und Chamberlain.

bei den *Cycadinae* entsteht in dem der Mikropyle abgewendeten Teile der Embryo, während der übrige Teil zum „Suspensor“ wird (Abb. 275a, Fig. 3–5); bei den übrigen Formen entsteht an dem der Mikropyle abgewendeten Pole der Eizelle ein 4- bis vielzelliges Gewebe, der Proembryo, in dem einzelne

¹¹⁹⁾ Vgl. Himmelbaur W., Die Mikropylenschlüsse der Gymnosperm. mit bes. Ber. v. *Larix*, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. Wien, CXVII., 1908.

Zellen sich schlauchförmig verlängern und als Embryoträger (Suspensor) den eigentlichen Embryo in das Endosperm versenken (vgl. Abb. 275, Fig. 5 bis 10). In der Regel entstehen mehrere, in manchen Fällen viele Embryonen, aber es entwickelt sich in einer Samenanlage zumeist nur einer weiter.

Der Bauchkanalkern ist bei vielen Formen bei der Befruchtung und Embryobildung nicht beteiligt, er wird desorganisiert; bei anderen Formen beteiligt er sich unter amitotischen Teilungen an der Bildung der Nährgewebe; bei *Abies balsamea*, *Ephedra* und vermutlich einigen anderen geht diesen Teilungen des Bauchkanalkernes eine Fusion desselben mit einem Spmakern voraus („doppelte Befruchtung“, Abb. 314)¹²⁰⁾.

Die Embryonen tragen 2 bis 15 Keimblätter (2 bei den *Cycadinae*, *Ginkgoinae*, *Taxaceae*, bei den meisten *Cupressaceae*, bei den *Gnetinae*); bei den *Cycadinae* verwachsen die beiden Keimblätter sehr häufig miteinander¹²¹⁾.

Eine morphologische Unterscheidung zwischen Samen und Früchten ist nur in jenen Fällen möglich, wo außer den Samenanlagen sterile Teile der Fruchtblätter vorhanden sind (z. B. *Cycadinae*); in allen den zahlreichen Fällen, in welchen das Fruchtblatt ganz zur Bildung der Samenanlagen aufgebraucht wird, decken sich die beiden Termini.

Die reifen Samen sind von verschiedener Beschaffenheit. Bei den *Cycadinae*, *Ginkgoinae* und einzelnen *Taxaceae* sind sie steinfruchtartig, da der äußere Teil der Samenschale, d. i. des Integumentes fleischig, der innere hart wird. Bei *Taxus* und *Torreya* wird der hartschalige Samen von dem fleischig gewordenen Fruchtwulst umgeben, bei anderen *Taxaceen* werden die der Samenanlage benachbarten Achsenteile fleischig. Bei den *Abietaceae* und *Cupressaceae* sind die Samen hartwandig; wesentliche Veränderungen erfahren hier nach der Befruchtung die „Fruchtschuppen“ oder die Deckblätter, in deren Achseln die Blüten stehen; es entstehen auf diese Weise aus den Blütenständen Fruchtzapfen; je nachdem die erwähnten Teile holzig oder saftig werden, spricht man von Holzzapfen oder Beerenzapfen. Bei *Gnetum* kommen beerenartige Früchte dadurch zur Entwicklung, daß die äußerste Hülle fleischig, das Integument holzig wird; bei *Ephedra*-Arten entstehen beerenartige Früchte durch das Saftigwerden der den Samen

¹²⁰⁾ Vgl. Herzfeld St., *Ephedra campylopoda*. Morphol. d. weibl. Blüte u. Befruchtungsorgane. Denkschr. d. Wiener Akad., 98. Bd., 1922 und die dort zitierte Literatur, speziell Hutchinson A. H., Fertilisation in *Abies bals.* Bot. Gaz., 1915, ferner Blackman V. H., Cytol. feat. of fert. and relat. phen. in *Pinus silv.* Phil. Trans. R. Soc. London, ser. B, vol. 190, 1898, speziell Fig. 396 auf Taf. 14.

¹²¹⁾ Tubeuf K. v., Samen, Früchte und Keiml. etc., 1891. — Hill T. G. and Fraine E. de, On the seedling struct. of Gymnosp. I. Ann. of Bot., XXII., Nr. 88, 1908. — Thiessen R., The vascul. anat. of the seedl. of *Dioon*. Bot. Gaz., XLVI., 1908. — Helen Angela, The seedl. of *Ceratoz.* Bot. Gaz., XLVI., 1908; Abb. in Coulter u. Chamberlain, Morph. of Gymn., p. 429, 1910. — Matte H., Sur le développem. morph. et anat. de germ. des Cycad. Mem. de la Soc. Linn. d. Norm., XXIII., 1908. — Hill T. G. and Fraine E. de, On the seedl. struct. of Gymnosp. Ann. of Bot., XX. — XXIV., 1906–1910. — Doreby H. A., Embr. and seedl. of *Dioon*. Bot. Gaz., LXVII., 1909.

zunächst stehenden Hochblätter. — Fruchtbildung, bzw. Samenbildung ohne Embryoentwicklung ist häufig.

Daß die Gymnospermen in ihrer heutigen Umgrenzung eine überaus bemerkenswerte Zwischenstellung zwischen den Pteridophyten und den Angiospermen einnehmen, ist sicher. Die Homologien zwischen den heterosporen Pteridophyten und den Gymnospermen wurden in diesem Buche schon wiederholt (vgl. z. B. S. 265, 267, 269, 272) besprochen; besonders bei denjenigen Gymnospermen, die gegenwärtig an den Beginn des Systemes gestellt werden (*Cycadinae*), sind diese Homologien ganz klar (Leitbündelbau, Bau der Prothallien, der Archegonien und Pollenkörner, Spermatozoiden). Andererseits weisen die höchstentwickelten Gymnospermen, die *Gnetinae*, auffallende Beziehungen zum Typus der Angiospermen auf (Beginn einer Fruchtknotenbildung, Andeutung zwittriger Blüten bei *Welwitschia*, zwittriger Infloreszenzen bei *Ephedra* und *Gnetum*, Unterbleiben einer festen Gewebebildung im Endosperm bei *Gnetum*-Arten, Auftreten von Holzgefäßen im Xylem etc.). Die Frage, inwiefern bestimmte Angiospermen mit den Gymnospermen in phylogenetische Beziehungen gebracht werden können, soll bei Besprechung der ersteren Erörterung finden.

Die Klarstellung der phylogenetischen Beziehungen der Gymnospermen ist daher für die Systematik der gesamten Blütenpflanzen von größter Bedeutung. Hier sei zunächst die Frage nach dem Anschlusse der Gymnospermen an die Pteridophyten erörtert¹²²⁾.

Bei einem Versuche der Beantwortung dieser Frage ist in Betracht zu ziehen, daß von den Gymnospermen, einer zweifellos sehr alten Pflanzengruppe, nur relativ spärliche Reste — fossil und rezent — auf uns gekommen sind und daß diese vielfach Endglieder von Entwicklungsreihen darstellen. Damit steht im Zusammenhang, daß die Beziehungen vieler der lebenden Gruppen zueinander recht lose sind; manche von ihnen machen geradezu den Eindruck isolierter, aussterbender Typen. Von den Gymnospermen stehen die *Cycadinae* den Pteridophyten außerordentlich nahe; sie sind durch die nunmehr gut bekannte Klasse der *Cycadofilicinae* (S. 389) mit den eusporangiaten *Filicinae* so verknüpft, daß es geradezu schwer fällt, präzise Unterscheidungsmerkmale anzugeben. Wenn man bedenkt, daß es noch nicht lange her ist seit der Zeit, in der man die Gymnospermen zu den „Phanerogamen“ und die *Filicinae* zu den „Kryptogamen“ rechnete und diese beiden Hauptabteilungen des Pflanzenreiches für scharf geschieden hielt, so tritt die große Bedeutung der Feststellung der *Cycadofilicinae* für die phylogenetische Forschung klar hervor.

Weniger leicht als die Feststellung der Beziehungen zwischen den *Cycadinae* und den *Filicinae* ist die Beantwortung der Frage, ob die übrigen Gymnospermen analogen Ursprung haben, ob also die Gymnospermen, wie sie in dem folgenden Systeme dargestellt werden, eine im allgemeinen einheitliche Gruppe darstellen oder nicht. Es kommt da insbesondere die Stellung der *Coniferae* in Betracht.

Bei dem Versuche der phylogenetischen Ableitung der *Coniferae* ist nämlich schon oft auf die unleugbare habituelle Ähnlichkeit mancher Formen mit Lycopodiinen, insbesondere mit *Lepidodendrales* und *Selaginellales* hingewiesen worden. Auch bei diesen finden sich ja, wie auf S. 339 und 342 hervorgehoben, ganz bemerkenswerte Annäherungen an den durch die Gymnospermen repräsentierten Typus. In Anbetracht der kaum zweifelhaften Beziehungen der *Cycadinae* zu den *Filicinae* ist nun in Erwägung zu ziehen, ob die

¹²²⁾ Zur Frage der Phylogenie der G. vgl. außer der S. 402 zitierten Literatur den Bericht über die Diskussion der Frage in der Linnean Society in New Phytolog., V., 1906 mit Beiträgen von F. W. Oliver, A. C. Seward, D. H. Scott, E. N. Thomas, W. C. Worsdell u. a. — Ferner: Burlingame L. L., The orig. and relat. of Arauc. Bot. Gaz., 1915. — Coulter J. M. and Chamberlain Ch. J., Morphol. of Gymn. Rev. ed., 1917. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesg., II., 1909, III., 1911. — Scott D. H., Studies in foss. Bot., 2. ed., II., 1909; The pres. position of the theory of descent. etc., Rep. Brit. Assoc. Edinb., 1921. — Seward A. C., Fossil pl., III., 1917, IV., 1919. — Chamberlain Ch. J., The liv. Cycads and the phyl. of seed. pl. Am. Journ. of Bot., VII., 1920. — Wieland G. R., Distrib. and rel. of the Cycad. Journ. of Bot., VII., 1920.

Beziehungen der Koniferen zu den *Cycadinae* größer sind, als zu den *Lycopodiinae*. Es kann kaum zweifelhaft sein, daß ersteres der Fall ist.

Die Ähnlichkeiten zwischen *Lycopodiinae* und *Gymnospermae* beruhen insbesondere auf Blatt- und Stammform gewisser *Coniferae*, auf der Analogie zwischen dem Lycopodiin-Sporophyll und der eineiigen Fruchtschuppe mancher Gymnospermen, sowie auf ähnlichen Vorgängen bei der Bildung des Prothalliums im weiblichen Gametophyten.

Diesen Ähnlichkeiten stehen jedoch einige sehr bemerkenswerte Verschiedenheiten gegenüber, so vor allem der Bau jener Organe, bei welchen sich die Sporophyllnatur am besten und am längsten erhalten hat, das sind die Pollenblätter. Es gibt keine Konifere, welche die Pollensäcke in der Einzahl am Grunde der Oberseite des Pollenblattes trägt, was der Fall sein müßte, wenn eine Homologie mit dem Mikrosporophyll der *Lycopodiinae* vorhanden wäre. Alle Koniferen, welche noch blattähnliche Pollenblätter besitzen, tragen die Pollensäcke auf der Unterseite des Pollenblattes und gerade bei denjenigen Gattungen, welche einen relativ primitiven Eindruck machen (*Araucaria*), ist die Zahl der Pollensäcke eine recht beträchtliche. Auch die Ähnlichkeit zwischen den Makrosporophyllen einer heterosporen Lycopodiine und der eineiigen Fruchtschuppen einzelner Koniferen (*Araucaria*) ist eine rein äußerliche; genauer morphologischer Vergleich hat gezeigt, daß es sich bei den in den Achseln der Tragblätter befindlichen Samenanlagen nicht um blattbürtige Sporangien handelt, sondern um ganze Blüten. Das Vorkommen eines Suspensors an den Embryonen der *Lycopodiinae* einerseits, der Koniferen andererseits kann nicht zur Homologisierung herangezogen werden, da in beiden Fällen der Suspensor entwickelungsgeschichtlich etwas ganz verschiedenes ist.

Nicht weniger wichtig als diese Verschiedenheiten erscheint der Umstand, daß die Verbindung der *Coniferae* mit den *Cycadinae* eine so enge ist, daß es sich kaum annehmen läßt, jene hätten eine ganz andere Herkunft als diese. Diese Verbindung stellen einerseits die *Ginkgoinae*, andererseits die fossilen *Cordaitinae* her. Die *Ginkgoinae* zeigen genau die gleiche Entwicklung des männlichen Gametophyten wie die *Cycadinae*; die Übereinstimmung erstreckt sich sogar auf die Ausbildung der polyciliaten Spermatozoiden. Davon, daß die *Ginkgoinae* von *Lycopodiinae* abzuleiten wären, kann keine Rede sein. Andererseits zeigen aber gerade die *Ginkgoinae* Samenanlagen, welche nicht an den Rändern oder Flächen von Fruchtblättern stehen, sondern ganzen Fruchtblättern entsprechen. Dasselbe zeigen die fossilen *Cordaitinae*. Damit nähern sich aber diese beiden Klassen so sehr den Koniferen, daß die im ersten Momente so auffallende Verschiedenheit dieser letzteren von den *Cycadinae* an Bedeutung verliert. Auch in allen anderen Merkmalen, so insbesondere im Stamm- und Wurzelbau, läßt sich die Verbindung der *Coniferae* mit den *Cycadinae* herstellen. Eine scheinbare Bestätigung hat die Annahme genetischer Beziehungen zwischen den Koniferen und den Lycopodiinen in jüngster Zeit durch sero-diagnostische Untersuchungen erfahren, insofern, als Abietineen-Immunserum mit *Selaginella*-Extrakten positive Reaktionen gibt. Stark beeinträchtigt wird dieses Ergebnis indes durch die Tatsache, daß zwischen den zweifellos verwandten *Cycadinae* und *Ginkgoinae*, zwischen den ebenso zweifellos verwandten *Araucarieae* und den übrigen Koniferen keine Verwandtschaftsreaktion eintrat¹²³⁾.

¹²³⁾ Vgl. Kirstein K., Serodiagn. Untersuch. üb. die Verw. innerh. d. Gymn., Dissert. Königsberg, 1918. — Mez C. u. Kirstein K., Serodiagn. Untersuch. üb. die Gr. d. Gymnosperm., Beitr. z. Biol., XIV., 1920. — Koketsu R., Serodiagn. Untersuch. an d. Gymn. Tokyo, Bot. Mag., XXXI., 1917; Dasselbe in jap. Spr., a. a. O., 1917. — Die serodiagnostischen Ergebnisse in Bezug auf die Gymnospermen bedürfen auch aus anderen Gründen zweifellos einer Überprüfung. So gibt *Ginkgo*-Serum mit *Taxus*- oder *Torreya*-Extrakt nach Koketsu keine oder sehr schwache Reaktion, während nach Mez und Kirstein nahe Verwandtschaft besteht. Ferner hat Koketsu nachgewiesen, daß beispielsweise Immunserum von *Podocarpus macrophylla* mit *Ginkgo*-Extrakt eine starke Reaktion gibt, während die Umkehrung des Versuches (Immunserum von *Ginkgo* mit *Podocarpus*-Extrakt) reaktionslos verläuft. — Die sero-diagnostische Methode kann eben, wie alle anderen phylogenetischen Methoden, nicht für sich allein ausschlaggebend sein, sondern bedarf der Kontrolle durch die vergleichende Morphologie.

Die *Gnetinae* zeigen überhaupt keine direkten Beziehungen zu irgend einer Gruppe der *Pteridophyta*, sondern weisen in Bezug auf ihre Herkunft auf den Typus der *Coniferae* hin.

Die oben erwähnte Ähnlichkeit mancher Gymnospermen mit den heterosporen *Lycopodiinae* dürfte demnach nicht auf Verwandtschaft beruhen, sondern einen, allerdings sehr bemerkenswerten, Fall von Analogie und Konvergenz darstellen; die Gesamtheit der Gymnospermen dürfte von farnähnlichen Pteridophyten abzuleiten sein. Das Ergebnis der vorstehenden Erörterungen kann demnach in Kürze folgendermaßen präzisiert werden: Die lebenden Gymnospermen stellen einen Pflanzentypus dar, der insofern ein einheitlicher ist, als er durchwegs auf farnähnliche Pteridophyten durch Vermittlung der *Cycadofilicinae* zurückzuführen ist; die Einheitlichkeit der ganzen Unterabteilung tritt dadurch nicht so klar hervor, daß es sich bei den lebenden Gymnospermen um Reste einer ehemals reicher gegliederten Pflanzengruppe handelt, die vielfach die Endglieder der Verzweigungen des gemeinsamen Stammbaumes darstellen.

Wie schon erwähnt, soll die Frage der Ableitung der Angiospermen vom Typus der Gymnospermen später behandelt werden; hier sei nur noch eine kurze Übersicht der Entwicklungsrichtungen innerhalb der Gymnospermen gegeben, um an diese dann jene Erörterungen anknüpfen zu können. Hierbei ist wieder zu beachten, daß die jetzt lebenden Gymnospermen nicht eine Entwicklungsreihe darstellen, so daß die Endpunkte der Entwicklung an verschiedenen Stellen des Systemes zu finden sind.

Im anatomischen Baue des Stammes zeigt sich eine immer stärkere Ausprägung der Anordnung der Leitbündel in einem Zylinder; die Bündel erhalten kollateralen Bau und sekundäres Dickenwachstum. Allmählich treten in den Xylemen neben Tracheiden Holzgefäße auf. In Bezug auf die Tüpfelung der Tracheiden herrscht bei relativ primitiven Formen „araukarioide“ Tüpfelung vor, d. h. die Hoftüpfel stehen dicht gedrängt, vielfach mehrreihig und sich gegenseitig abplattend, während bei den abgeleiteten Formen von einander entfernte, abgerundete Tüpfel vorherrschen¹²⁴⁾.

An den vegetativen Blättern zeigt sich fortschreitend und parallel mit der Zunahme der Blattzahl eine Vereinfachung der Blattfläche.

Besonders stark tritt die Reduktion der sterilen Teile der Makrosporophylle hervor; sie führt zum vollständigen Aufbrauchen des Sporophylls bei der Bildung einer Samenanlage (*Coniferae*). Die Zahl der Makrosporophylle (Fruchtblätter) in einer Blüte wird reduziert bis auf 1; dagegen tritt die Anhäufung der Blüten in Infloreszenzen stark hervor.

Auch die Mikrosporophylle (Staubblätter) erfahren eine fortschreitende Vereinfachung; das Extrem stellt uns das Staubblatt bei den *Gnetinae* dar mit einem Filament und 2 Pollensäcken. Ebenso wird die Zahl der Staubblätter in einer Blüte fortschreitend reduziert bis auf 1.

Bei den ursprünglicheren Gymnospermen finden sich im Anschlusse an die *Cycadofilicinae* in den Samenanlagen 2 Kreise von Leitbündeln; zunächst tritt eine Vereinfachung auf 1 Kreis ein, bis schließlich diese Leitbündel schwinden.

Im weiblichen Gametophyten drückt sich die Veränderung am stärksten in dem Zeitpunkte der Reifung der Eizelle aus. Es entsteht ein Prothallium durch freie Kernbildung und darauf folgende Abgrenzung der Zellen durch Membranen. Zunächst tritt die Eizelle erst spät im fertigen Prothalliumgewebe auf, dann erfolgt ihre Reife schon im Stadium der freien Kerne. Hand in Hand damit geht die Umbildung des Archegoniums. Zuerst schwinden die Halskanalzellen, die Reduktion der Halswandzellen schreitet bis zur Zahl 2, es entfällt dann die Membranbildung bei der Bauchkanalzelle, schließlich erscheinen die

¹²⁴⁾ Vgl. Gothan W., Zur Anat. leb. u. foss. Gymnosp.-Hölzer, Abh. d. pr. geolog. Landesanst., N. F., Heft 44, 1905; Potoniés Lehrb. d. Palaeobot., 2. Aufl., 1921. — Jeffrey E. C., The hist., comp. anat. etc. of *Araucarioxylon*. Proc. Ann. Ac. Sc., 98., 1913. — Penhallow D. P. A., Man. of the N. Am. Gymnosp., 1907; in diesem Buche auch Ausführungen über die Entwicklung der Harzgänge.

übrig bleibenden Teile des Archegoniums (Eizelle, Bauchkanalzelle, 2 Halswandzellen) ohne bestimmte Stellung zueinander und auch ohne Membranabgrenzung gegen einander. In der Zahl und Anordnung der Archegonien ist im allgemeinen Reduktion der Anzahl und Vereinigung zu einem einheitlichen Komplex in der Mikropylarregion zu konstatieren.

Im männlichen Gametophyten zeigt sich fortschreitende Rückbildung der Prothalliumzellen. Die Zahl der generativen Zellen beträgt bald 2 und wird dann festgehalten; die Spermatozoidenbildung erlischt mit *Ginkgo*. Der Pollenschlauch tritt zunächst als Haustorium auf und übernimmt später die Überleitung der Spermakerne zu den Eizellen.

Die besser bekannten fossilen und die rezenten Gymnospermen lassen sich in 6 Klassen einteilen. Diese sind:

1. *Cycadinae*.
2. *Bennettitinae*.
3. *Cordaitinae*.
4. *Ginkgoinae*.
5. *Coniferae*.
6. *Gnetinae*.

I. Klasse. *Cycadinae*¹²⁵⁾.

Stamm nicht oder wenig verzweigt, ohne Holzgefäße im sekundären Holze. Laubblätter relativ groß, am Ende des Stammes gehäuft, schraubig angeordnet, gefiedert. Staubblätter

¹²⁵⁾ Richard L. Cl., Commentatio bot. de Conif. et Cycad. Stuttgart 1826. — Brongniard A., Recherch. sur l'organisat. de la tige des Cycad. Ann. d. sc. nat., Bot., ser. I., tom. XVI., 1829. — Mohl H. v., Über den Bau des Cycad.-Stammes. Denkschr. d. kön. Akad. zu München, X., 1832. — Miquel F. A. W., Monogr. Cycadeorum. Utrecht 1842. — Mettenius G. H., Beitr. z. Anat. d. Cycad. Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., VII., 1861. — Warming E., Undersogels. og Betragtn. ov. Cycad.; ferner Bidrag til Cycad. Naturh. Overs. over d. k. D. Vidensk. Selsk. forh., 1877—1879. — Treub M., Rech. s. l. Cycad. Ann. d. Jard. bot. Buitenzorg, II—IV., 1881—1884. — Solms-Laubach H., Die Sproßfolge der *Stangeria* u. d. übr. Cycad. Bot. Ztg., 1890. — Lang W. H., Stud. in the developm. and morphol. of Cycad. Sporang. Ann. of Bot., XI., 1897 and XIV., 1900. — Worsdell W. C., Anatom. of stems of *Macrozamia* comp. with that of other gen. of *Cyc.* Ann. of Bot., X., 1896; The struct. and orig. of Cycad. Ann. of Bot., XX., 1906. — Webber H. J., The developm. of the antherozoids of *Zamia*, Bot. Gaz., XXIV., 1897; Notes on the fecund. of *Zamia* and the pollen tube app. of *Ginkgo*, l. c., XXIV., 1897; Spermatogenesis and fecund. of *Zamia*, Washington 1901. — Ikeno P., Das Spermatozoid von *Cycas revoluta*. Bot. Mag. Tokyo, X., 1896; Unters. über die Entwickl. der Geschlechtsorg. und den Vorgang d. Befruchtg. von *Cycas revol.* Jahrb. f. wissenschaft. Bot., XXXII., 1898. — Coulter J. M. and Chamberlain C., The embryogeny of *Zamia*. Bot. Gaz., 1903. — Chamberlain C., The ovule and female gametoph. of *Dioon*. Bot. Gaz., XLII., 1906; Spermatog. in *Dioon*. Bot. Gaz., XLVII., 1909; Fertil. and embryog. in *Dioon*. Bot. Gaz., L., 1910; Morphol. of *Ceratozamia*. Bot. Gaz., LIII., 1912; The living cycads. Chicago 1919; The liv. cycad. and the phylog. of seed pl. Am. Journ. of Bot., VII., 1920. — Wieland G. R., American fossil Cycads. Publ. Carnegie Instit., I., 1906; II., 1916. — Miyake K., Üb. d. Spermatoz. von *Cyc. rev.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIV., 1906. — Pearson, Not. on S. Afr. Cycad. Transact. S. Afr. phil. Soc., XVI., 1906. — Smith F. H., Morphol. of the Arauc. and devel. of microsporang. of Cycad. Bot. Gaz., XLIII., 1907. — Caldwell O. W., *Microcycas calocoma*. Bot. Gaz., XLIV., 1907. — Lotsy J. P., Botanische Stammesgesch., II., 1909. — Sarton W. T., The devel. of embr. of *Enceph.* Bot. Gaz., XLIX., 1910. — Kershaw E. M., Struct. and developm. of the ovul. of *Boweia*. Ann. of Bot., XXVI., 1912.

schuppen- oder schildförmig. Fruchtblätter die Samenanlagen am Rande tragend. Befruchtung durch polyciliate Spermatozoiden.

Habituell erinnern die *Cycadinae* vielfach an die *Marattiaceae* und Baumfarne einerseits, an die Palmen anderseits; ihre Stämme sind knollen- oder säulenförmig, selten nur von bedeutender Länge, an der Oberfläche zumeist mit den Resten der Blattstiele und der dazwischen befindlichen

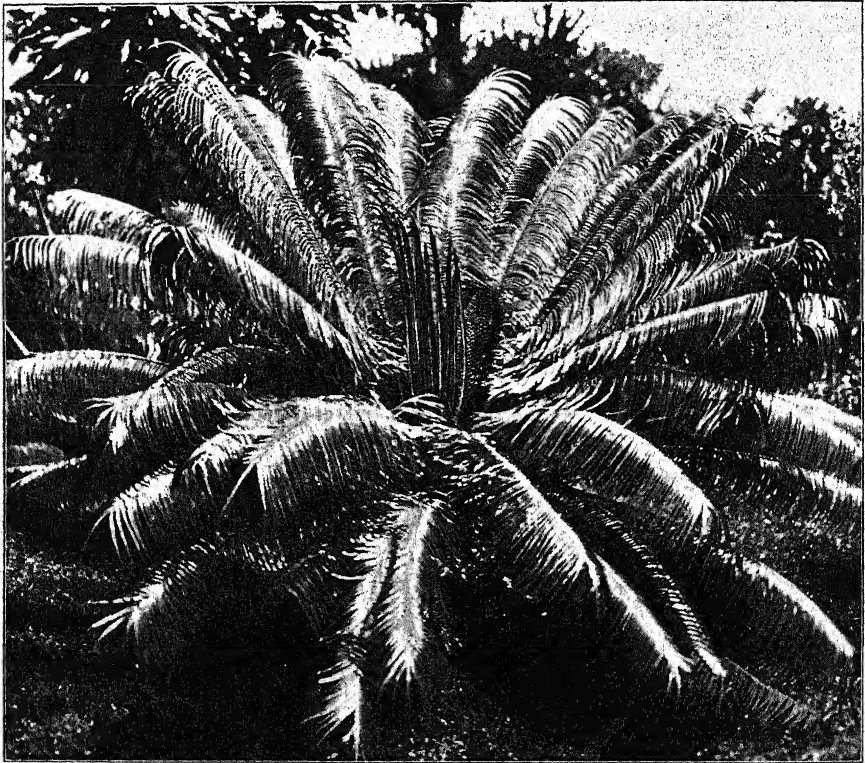


Abb. 276. *Cycas circinalis*; in der Mitte des Blattschopfes die jungen Laubblätter und eine ♂ Blüte. — Original.

Niederblätter besetzt, an älteren Teilen nackt. Nicht blühende Stämme in der Regel unverzweigt; Verzweigung mitunter, insbesondere nach Verletzung des Stammscheitels, durch Adventivsprosse oder durch Gabelung des Scheitels. Blühende Stämme sind nur scheinbar unverzweigt; in Wirklichkeit sind sie infolge der terminal stehenden Blüten sympodial aufgebaut. Der Stammquerschnitt zeigt rings um das mächtige Mark einen einzigen Ring von kollateralen Leitbündeln mit normalem sekundärem Dickenwachstum durch Cambiumtätigkeit (*Zamia*, *Dioon*, *Ceratozamia* u. a.) oder es er-

lischt die Tätigkeit des primären Cambiums bald und es treten außerhalb desselben sukzessive neue ringförmige Cambiumzonen auf, welche schließlich zur Ausbildung zahlreicher konzentrischer Holzschichten führen (*Cycas*, *Encephalartos*, *Bowenia* u. a.). Bei *Encephalartos*- und *Macrozamia*-Arten überdies markständige Bündel. Schleimgänge in allen Organen.

Blätter schraubig und sehr dicht gestellt, zumeist schuppenförmige Niederblätter mit Laubblättern abwechselnd.

Laubblätter lederig und mehrjährig, am Ende des Stammes gedrängt, groß, einfach oder doppelt gefiedert mit oft rückgebildeter Endfieder. Im Knospenzustande sind die ganzen Blätter oder wenigstens die Fieder-

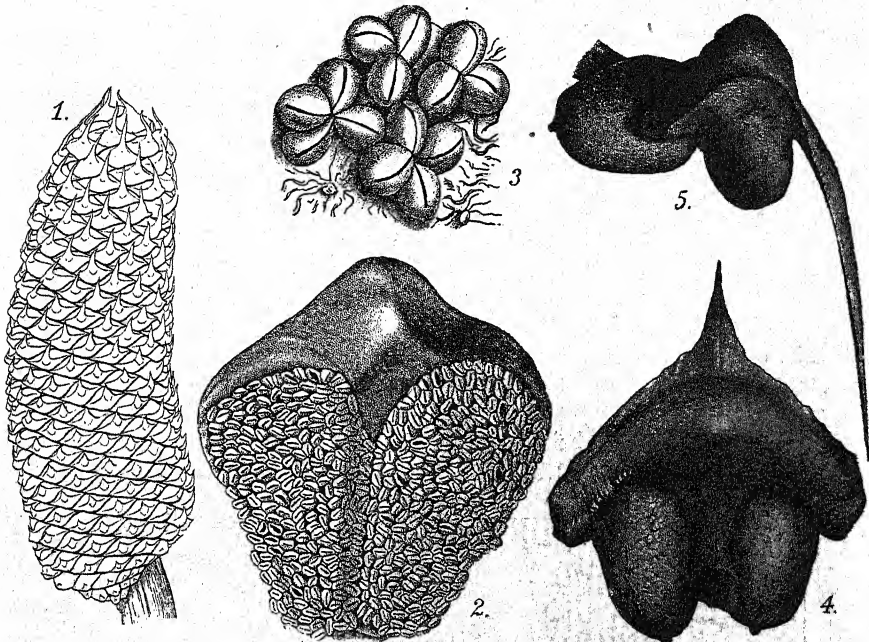


Abb. 277. Fig. 1. Männliche Blüte von *Macrozamia* sp.; verkl. — Fig. 2. Pollenblatt davon, von der Unterseite betrachtet; 4 fach vergr. — Fig. 3. Einige Pollensäcke von Fig. 2, stärker vergr. — Fig. 4 u. 5. Fruchtblatt von *Macrozamia* sp.; Fig. 4 von der Fläche, Fig. 5 von der Seite gesehen; nat. Gr. — Original.

abschnitte häufig eingekrümmt. In die Blätter treten je 2 Leitbündel ein, dieselben sind kollateral oder konzentrisch; die einzelnen Fiederabschnitte sind von je einem unverzweigten oder von einem sich verzweigenden Leitbündel oder von zahlreichen parallel verlaufenden Bündeln durchzogen.

Die Blüten sind stets eingeschlechtig und zweihäusig, vollständig perianthlos und endständig. Die männlichen Blüten bestehen in allen Fällen aus zahlreichen Staubblättern und sind zapfenförmig (vgl. Abb. 276 u. 277, Fig. 1); die Staubblätter sind schuppenförmig oder schildförmig und tragen die zumeist zahlreichen Pollensäcke auf der Unterseite (Abb. 277, Fig. 2), oft in Soris gruppiert (Abb. 277, Fig. 3).

Die weiblichen Blüten sind ebenfalls zapfenförmig (Abb. 280, Fig. 6) oder sie erscheinen — wenn der Scheitel der Blüte zu einem vegetativen



Abb. 278. *Cycas revoluta* mit am Ende des Stammes gehäuften Fruchtblättern. — Nach Campbell.

Sproß weiterwächst, wie bei *Cycas* — als dichte Fruchtblattansammlungen am Stamme (Abb. 278 u. 279). Die Fruchtblätter selbst erinnern entweder



Abb. 279. *Cycas revoluta*. Fruchtblätter tragende Stammspitze. — Nach Campbell.

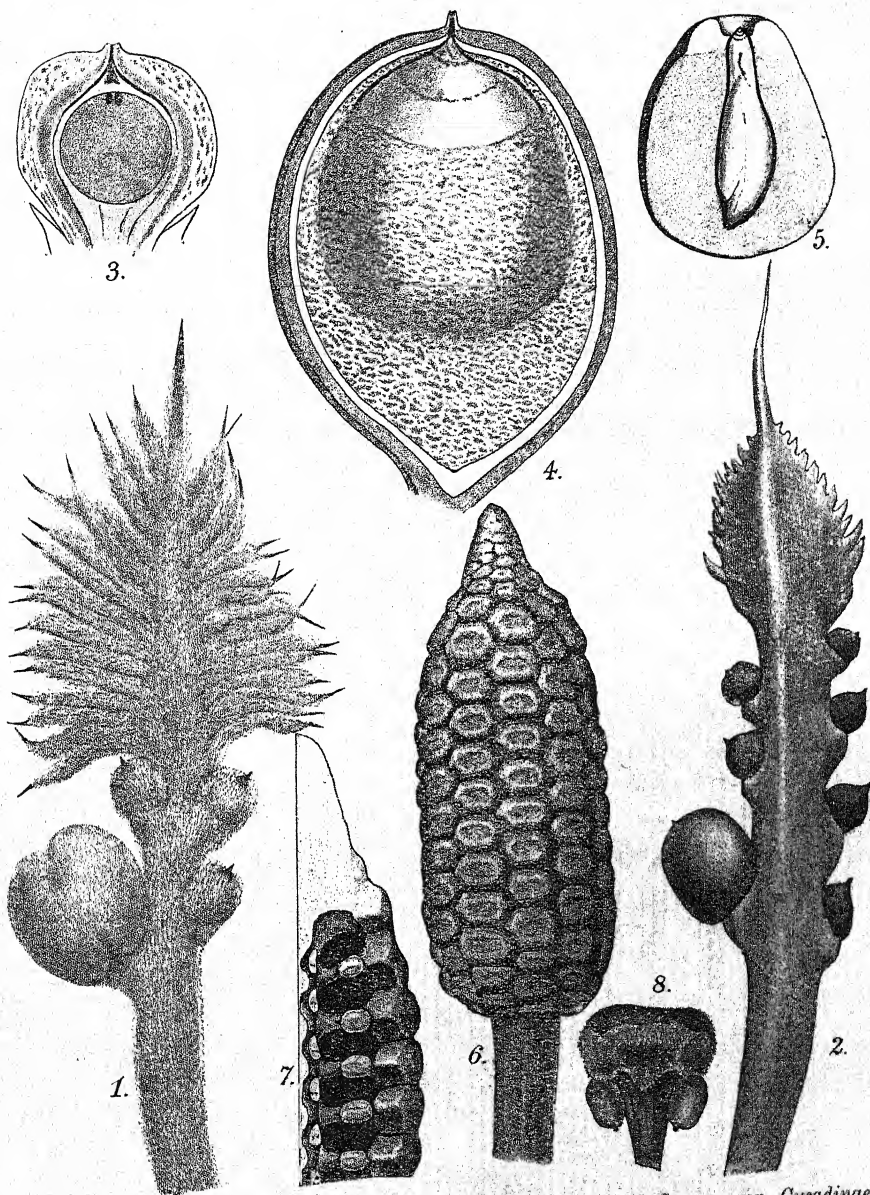


Abb. 280. Weibliche Blüten, Fruchtblätter, Samenanlagen und Samen von Cycadinae.
 — Fig. 1. Fruchtblatt von *Cycas revoluta*; etwas verkl. — Fig. 2. Fruchtblatt von *C. circinalis*; etwas verkl. — Fig. 3. Samenanlage von *C. circinalis* im Längsschnitte; vergr. — Fig. 4. Samen von *C. circinalis* nach Ablösung eines Teiles der Samenschale; nat. Gr. — Fig. 5. Innerster Teil des in Fig. 4 dargestellten Samens im Längsschnitte; zeigt den Embryo im Innern des Endosperms; nat. Gr. — Fig. 6. Weibliche Blüte von *Zamia muricata*; verkl. — Fig. 7. Ein Teil derselben im Längsschnitte; nat. Gr. — Fig. 8. Ein einzelnes Fruchtblatt derselben; nat. Gr. — Fig. 3 nach Warming, Fig. 4 u. 5 nach Richard, Fig. 1, 2, 6–8 Original.

durch ihre gefiederte Form an die Laubblätter (Abb. 280, Fig. 1 u. 2) und tragen im unteren Teile am Rande 8 bis 2 Samenanlagen oder sie sind schild- oder schuppenförmig (Abb. 277, Fig. 4 u. 5; Abb. 280, Fig. 8) und tragen je 2 basalwärts gewendete Samenanlagen.

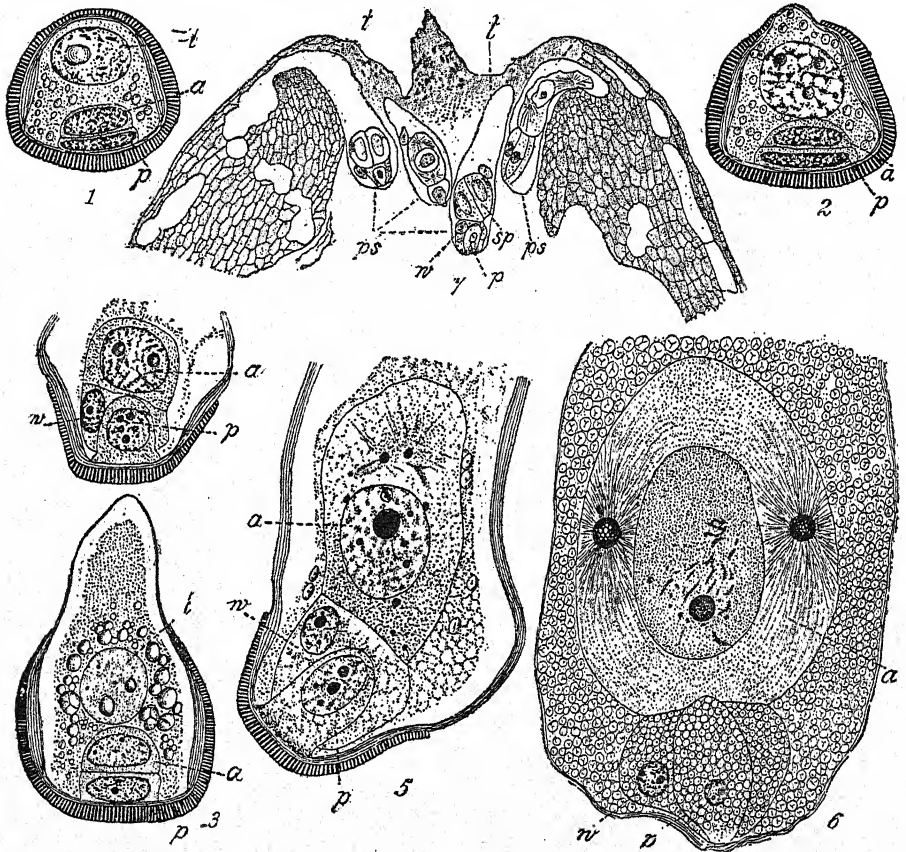


Abb. 281. Entwicklung des männlichen Gametophyten von *Dioon* (Fig. 1–6) und *Zamia* (Fig. 7). — Fig. 1 Pollenkorn mit der Prothallialzelle *p*, der antheridialen Zelle *a* und dem Pollenschlauchkern *t*. — Fig. 2 u. 3. Dasselbe mit beginnender Pollenschlauchentwicklung. — Fig. 4 u. 5. Ausbildung der Wandzelle *w*. — Fig. 6. Beginnende Teilung der antheridialen Zelle *a*. — Fig. 7. Spitze des Nucellus mit 4 Pollenschläuchen *t-ps*, *sp* Spermatozoiden, *p* u. *w* wie in Fig. 5. — Stark vergr. — Fig. 1–6 nach Chamberlain, 7 nach Webber.

Die Samenanlage (Abb. 280, Fig. 3) besitzt ein einfaches, aber aus 3 Gewebeschichten zusammengesetztes, von Leitbündeln durchlaufenes Integument und am Scheitel des Nucellus eine verkehrt-trichterförmige Pollenkammer¹²⁶). Archegonien 3 bis zahlreich (200 und mehr bei *Microcycas*).

¹²⁶) Über die Möglichkeit, das einfache Integument mit seinem doppelten Leitbündelsystem auf das von einer kupulaartigen Hülle umgebene Integument der Samenanlagen der *Cycadofilicinae* zurückzuführen vgl. Stopes M. C., Beitr. z. Kenntn. d. Fortpflanzungsorg. d. Cyc. Flora, 93. Bd., 1904.

Pollenkörner glatt; sie werden durch den Wind verbreitet und gelangen durch Vermittlung eines vom Mikropylenteile der Samenanlage ausge-

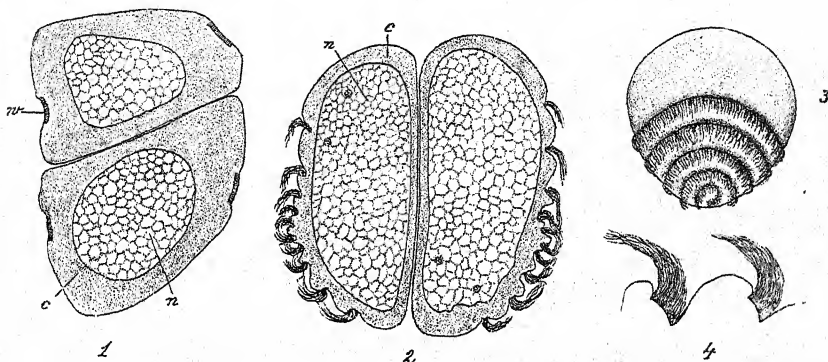


Abb. 282. Spermatozoiden von *Zamia muricata*. — Fig. 1. Die beiden Sp. in Bildung begriffen durch Teilung der antheridialen Zelle; *n* Kerne, *c* Cytoplasma, *w* cilienbildende Stellen; 200fach vergr. — Fig. 2. Die beiden Sp. nahezu reif im opt. Längsschnitte; Bezeichnungen wie in Fig. 1; 200fach vergr. — Fig. 3. Reifes Spermatozoid; 90fach vergr. — Fig. 4. Stück des Randes mit Wimperbüscheln; 900fach vergr. — Nach Webber.

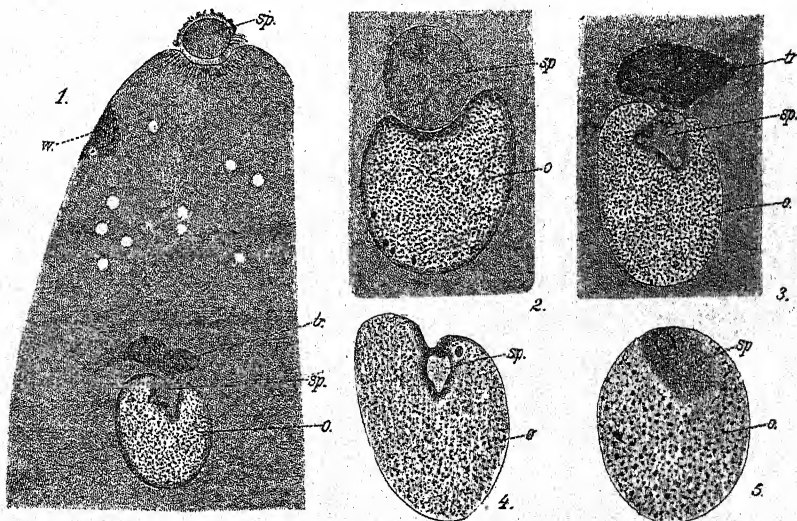


Abb. 283. Befruchtungsvorgang bei *Cycas revoluta*. — Fig. 1. Teil einer Eizelle mit Eikern (*o*) und einem mit diesem verschmelzenden Spermakern (*sp*). Im oberen Teile der Figur noch ein zweites nicht eingedrungenes Spermatozoid (*sp*); *w* Wimperapparat, *tr* Plasmahülle des eingedrungenen Spermatozoids. — Fig. 2—5. Aufeinanderfolgende Stadien der Verschmelzung des Spermakernes mit dem Eikern. — Stark vergr. — Nach Ikeno.

schiedenen Flüssigkeitstropfens in die Pollenkammer. Dort treibt die vegetative Endzelle des Pollenkornes eine schlauchartige Verlängerung in das Nucellar-

gewebe, durch die das Pollenkorn befestigt und wohl auch ernährt wird. Aus der antheridialen Zelle (vgl. S. 406) entstehen nach Abstoßung einer Wandzelle (Abb. 281, Fig. 4 bis 6, w) zwei (Ausnahme *Mirocycas*) große, rundliche Spermatozoiden mit schraubig angeordneten Cilien (Abb. 282 u. Abb. 272, Fig. 2), die nach Auflösung der Pollenwand schwimmend zu den Eizellen gelangen. Eikern und Spermakern auffallend groß (Abb. 283) (vgl. Anm. 116 auf S. 409).

Bei der Samenreife wird der äußere Teil des Integumentes fleischig und meist lebhaft (oft rot) gefärbt, der innere Teil hart. Das Nährgewebe wird

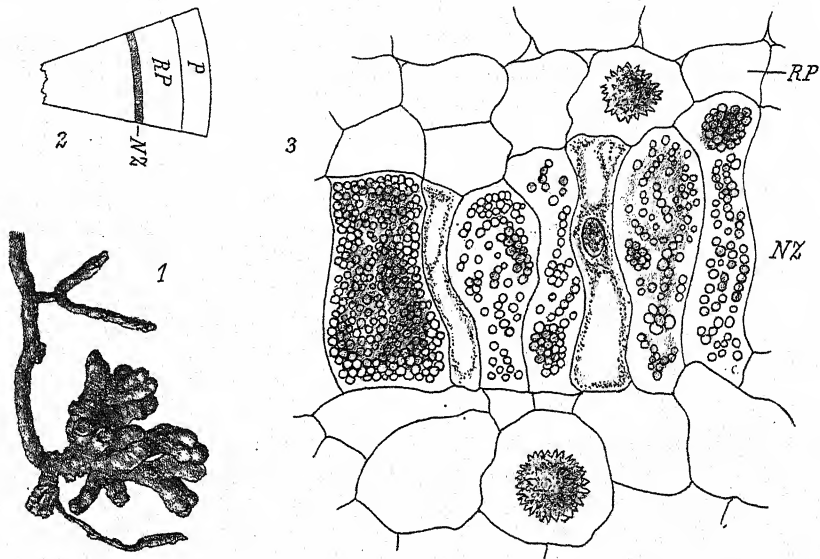


Abb. 284. Fig. 1. Stück einer Wurzel von *Cycas revoluta* mit *Anabaena* beherbergenden Ästen; nat. Gr. — Fig. 2. Schematische Darstellung eines Ausschnittes aus einem Querschnitte einer solchen Wurzel: P Periderm, RP Rindenparenchym, NZ *Anabaena* führendes Gewebe. — Fig. 3. Ein Stück von Fig. 2 stark vergr.; Bezeichnungen wie bei Fig. 2. — Original.

aus dem Endosperm gebildet und wird sehr groß (Abb. 280, Fig. 5). Embryo mit 2 Cotyledonen (Abb. 280, Fig. 5), die zumeist wenigstens am Ende miteinander verwachsen sind, oder mit 1 Cotyledo, seltener mit mehreren (3—6) Cotyledonen (*Microcycas*).

Fortentwicklung der Samenanlagen zu samenähnlichen Bildungen auch ohne Befruchtung sehr häufig.

An den Wurzeln vieler *Cycadinae* finden sich nicht selten, besonders an der Bodenoberfläche, korallenartig verzweigte Partien (Abb. 284), in deren

Gewebe sich endophytische Bakterien und Algen (*Anabaena*) finden¹²⁷⁾. Auch Pilzmycelien sind in diesen Geweben nicht selten¹²⁸⁾.

Die genetischen Beziehungen der *Cycadinae* zu den *Cycadofilicinae* unter den Pteridophyten sind ganz unzweifelhaft festgestellt. Vgl. das S. 389 und S. 412 Gesagte. Die Entwicklung der männlichen und weiblichen Gametophyten, Bau und Anordnung der den Sporangien homologen Organe¹²⁹⁾ beweisen ebenso den Zusammenhang wie der anatomische Bau des Stammes und selbst die Gesamtmorphologie des Blattes. Der wesentlichste Unterschied zwischen den *Cycadinae* und den *Cycadofilicinae* liegt darin, daß die Bestäubung und Befruchtung bei den ersteren zu einer Zeit erfolgt, in der noch das ganze, dem Makrosporangium entsprechende Gebilde, die Samenanlage in Verbindung mit der Mutterpflanze steht. Dieses Verhalten markiert die Grenze zwischen den Pteridophyten und den Gymnospermen überhaupt. Wenn man nach einem ökologischen Erklärungsversuch für diesen Entwicklungsschritt sucht, so läßt sich eine gewisse Analogie in dem Verhalten vieler rezenter Mangrovepflanzen finden, bei denen Keimung der Samen erfolgt, so lange sie noch in Verbindung mit der Mutterpflanze stehen.

1. Familie. *Cycadaceae*. Fruchtblätter mit 8—4, seltener nur 2 Samenanlagen, welche seitwärts abstehen. Weibliche Blüte mit nicht begrenzter Achse, welche nach Ausbildung der Fruchtblätter weiterwächst und den relativen Hauptstamm der Pflanze fortsetzt.

Cycas im tropischen Asien, Polynesien, Ostafrika und Australien. Mehrere Arten in den Tropen häufig kultiviert und hie und da verwildert. — *C. revoluta* (Abb. 278, 279 u. 280, Fig. 1) (südliches Japan) und *C. circinalis* (Abb. 276 u. 280, Fig. 2) (Ostindien) sehr oft als Zierpflanzen, „Cycaspalmen“, auch in außertropischen Gebieten in Gewächshäusern gezogen. — Eine der größten Arten ist *C. media* (Australien), die bis 23 m hoch werden soll. — Das stärkereiche Mark der Stämme mehrerer Arten liefert eine Art „Sago“.

2. Familie. *Zamiaceae*. Fruchtblätter mit 2 basalwärts stehenden Samenanlagen. Weibliche Blüten geradeso wie die männlichen mit begrenztem Wachstum der Achse, zapfenförmig.

Durchwegs Tropenbewohner, viele Arten in Gewächshäusern oft kultiviert. *Bowenia* mit doppelt fiederteiligen Blättern; *B. spectabilis* (Australien, Queensland). — *Stangeria* mit fiederig verästelten Leitbündeln in den Blattfiedern; *S. paradoxa* (Port Natal). — *Dioon* (Mexiko); *D. edule* mit genießbaren, stärkemehltreichen Samen. — *Encephalartos* (Afrika), *Macrozamia* (Australien), *Zamia* (tropisches Amerika), *Ceratozamia* (Mexiko). — *Microcycas* (Kuba) ist ein durch eine ganze Reihe auffallender, relativ primärer Merkmale (zahlreiche, nämlich 16—20 Spermakerne in den Pollenkörnern, zahlreiche Archegonien) sehr bemerkenswerter Typus (Abb. 272).

Mit großer Wahrscheinlichkeit den *Cycadinae* zuzuzählende fossile Reste sind in bedeutender Zahl bekannt geworden. Sie treten zuerst im Perm auf

¹²⁷⁾ Reinke J. in Bot. Ztg., 37. Jahrg., 1879. — Brunchorst J. in Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen, II. Bd., 1886. — Schneider A., Mutualistic symbiosis of *Algae* and *Bacteria* with *Cycas revoluta*. Botan. Gaz., XIX., 1894. — Life A. C., The tuberclelike roots of *Cycas revoluta*. Botan. Gaz., XXXI., 1901. — Horejsi J., Ein. üb. d. symb. Alg. in d. Wurz. d. *Cyc.* Bull. Ac. Sc. Bohême, XV., 1911.

¹²⁸⁾ Vgl. Zach F., Studie über Phagocyt. in d. Wurzelknöllch. d. Cycadeen. Österr. bot. Zeitschr., LX., 1910.

¹²⁹⁾ Über fossile *Cycadinae* mit zahlreichen Makrosporangien auf den Sporophyllen vgl. Krasser F., Stud. üb. die fertile Region der Cycadophyten. Denkschr. Akad. d. Wissenschaft., Wien, 97. Bd., 1921.

und erreichen in der Trias, im Jura und in der Kreide das Maximum ihrer Verbreitung. Es sind Stammreste (*Cycadoxylon*, *Ptychoxylon* u. a.), Laubblätter (*Cycadites*, *Zamites* u. a.), männliche Blüten (*Androstrobus* u. a.), Fruchtblätter und weibliche Blüten (*Cycadospadix*, *Zamiostrobus* u. a.) beobachtet worden.

2. Klasse. Bennettitinae¹³⁰⁾.

Nur fossil bekannt. Stamm in vielen Fällen nicht oder wenig verzweigt, in anderen Fällen dichasial verzweigt, ohne Holzgefäße im sekundären Holze. Laubblätter relativ groß, gefiedert oder einfach. Staubblätter fiederig oder ungeteilt. Fruchtblätter je eine endständige Samenanlage tragend oder ganz zur Ausbildung einer solchen aufgebraucht. Befruchtungsart unbekannt.

Stamm kurz, knollenförmig oder säulenförmig, nicht oder wenig verzweigt, von schraubig angeordneten Blattnarben dicht bedeckt (Abb. 285, Fig. 1) oder verlängert und dichasial verzweigt (Abb. 288), mit zentralem mächtigem Marke und peripherem Holzzylinder mit sekundärem Dickenwachstume; Sekretgänge in den parenchymatischen Teilen. Blätter gefiedert oder einfach; in jedes derselben treten aus dem Stamme mehrere Leitbündel ein.

Blüten entweder stiellos sitzend und dann häufig mehr minder zwischen den Blattstielresten eingesenkt oder gestielt, eingeschlechtig oder zweigeschlechtig, häufig von sterilen behaarten Blättern (Perianth) umgeben. Das Gynöceum besteht aus zahlreichen von je einem Leitbündel durchzogenen Trägern, welche in je eine aufrechte Samenanlage enden (Abb. 285, Fig. 3 s, Abb. 286 f), ferner aus zahlreichen zwischen diesen stehenden Organen

¹³⁰⁾ Carruthers W., On fossil Cycadean Stems from the secondary rocks of Brit. Transact. Linn. Soc., vol. XXVI., 1868. — Saporta C. de, Plantes Jurassiques, t. II. et IV., Paris 1875 et 1891. — Solms-Laubach H. Gr. zu, Einleitung in die Paläophytol., Leipzig 1887; Über die Fructific. von *Benn. Gibs.*, Bot. Ztg., 1890. — Solms-Laubach H. et Cappellini, I tronchi di B. dei Musei Italiani. Mem. d. R. Acad. d. Sc. di Bologna, ser. 5., t. II., 1892. — Lignier O., Végétaux foss. de Normandie. I. Struct. et aff. du *B. Morieri*. Mem. d. l. Soc. Linn. Norm., t. XVIII., 1894; III. Etude anatom. d. *Cycadeoidea micromyela*, l. c., t. XX., 1901; Le fruit de *Williamsonia gigas* etc., l. c., t. XXI., 1903; Not. compl. s. l. struct. d. *Benn. Mor.*, Bull. soc. Linn. d. Norm., 5. ser., IX., 1904. — Potonié H., *Bennettitaceae* in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., Nachtr., 1897. — Wieland C. R., A study of some americ. fossil Cycads. P. I. The male flower of *Cycadeoidea*, Amer. Journ. of Sc., 4. ser., vol. VII., 1899; P. II. — VII., l. c., vol. VII—XXVIII., 1899—1914; American-fossil Cycads, Publ. Carnegie Instit., I., 1906; II., 1916. Distrib. and rel. of the Cycadeoids. Am. Journ. of Bot., VII., 1920; Monocarp. and Pseudomonoc. in the Cycad., l. c., VIII., 1921. — Lotsy J. P., Botan. Stammesgesch., II., 1909. — Nathorst A. G., Paläobot. Mitt. Nr. 8, K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 45, 1909; Nr. 9, l. c., Vol. 46, 1911. — Krasser F., Stud. üb. d. fert. Region d. Cycadoph. d. Lunzer Sch., Denkschr. Akad. Wien, XCIV., 1917. — Thomas H. H., On *Williamsoniella*, a new type of *Benn.* Philos. Transact. Roy. Soc. London, CCVII., 1915. — Stopes H. C., New *Bennett.* cones f. the Brit. cret. Phil. Transact. Roy. Soc. London, CCVIII., 1918.

(Interseminalschuppen), welche gleichfalls je ein Leitbündel enthalten, die Samenanlagen überragen und über diesen zusammenschließend (Abb. 285,

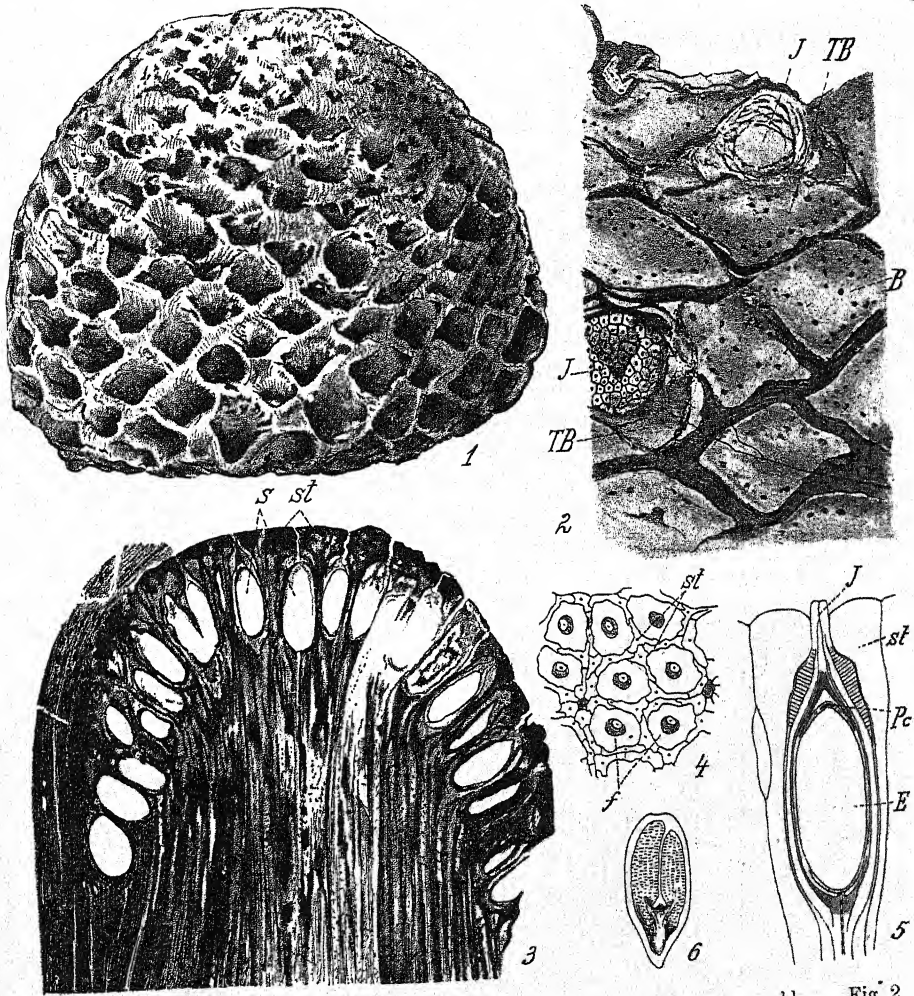


Abb. 285. *Bennettitinae*. — Fig. 1. Stamm von *Cycadeoidea Saxbiana*; verkl. — Fig. 2. Schliff parallel zur Oberfläche eines Stammes von *C. Gibsoniana*; J Blüten, TB Tragblätter derselben (?), B Laubblattnarben; verkl. — Fig. 3. Medianer Längsschliff durch das Gynöceum von *C. Moriërei*; s Samenanlagen, st Endteile der sterilen Blätter; 20fach vergr. — Fig. 4. Querschliff durch das Gynöceum von *C. M.*; f fertile, st sterile Blätter; 8fach vergr. — Fig. 5. Längsschliff durch eine Samenanlage von *C. M.*; E Endosperm, Pc Pollenkammer, J Integument, st Endteile steriler Blätter; 40 fach vergr. — Fig. 6. Embryo von *C. Gibsoniana*; vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Carruthers, Fig. 3–5 nach Lignier, Fig. 6 nach Solms-Laubach.

Fig. 3–5 st; Abb. 286 st) einen gefelderten Panzer bilden, welcher Durchtrittsstellen zu den Samenanlagen aufweist. Die Samenanlagen tragenden

Gebilde dürften je ein Fruchtblatt darstellen, die zwischen ihnen stehenden sterilen Organe dürften ihnen homolog sein.

Samenanlagen mit 1 Integument. Embryo mit 2 Cotyledonen (Abb. 285, Fig. 6).

In den zweigeschlechtigen Blüten (Abb. 287) findet sich außerhalb des Gynöceums ein Wirtel von (6—20) großen, gefiederten oder ungefiederten, am Grunde miteinander verbundenen, in der Jugend eingekrümmten, zahlreiche bis wenige Pollensäcke tragenden Staubblättern. Diese Staubblattwirtel finden sich auch in den männlichen Blüten.

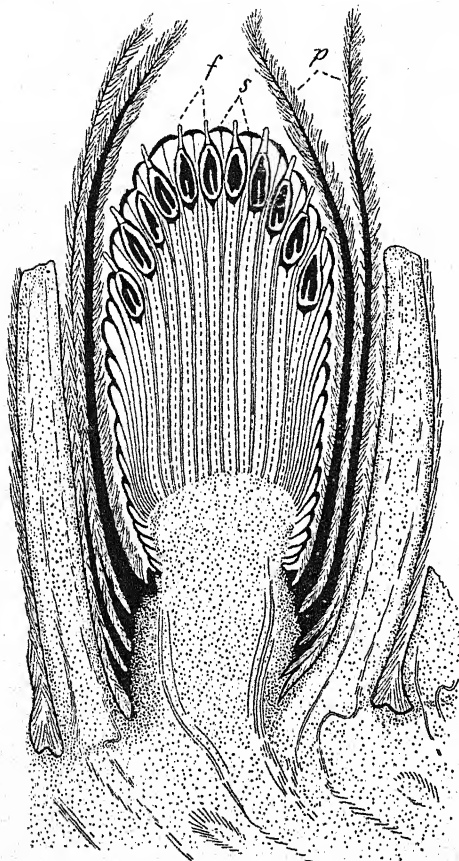


Abb. 286. Längsschliff durch eine Blüte von *Cycadeoidea Wielandi*; *f* fertile, *s* sterile Blätter, *p* Perianth; am Grunde des Gynöceums die Reste des abgefallenen Staubblattwirtels. — Vergr. — Nach Wieland.

Eine in den mesozoischen Ablagerungen sehr verbreitete Pflanzengruppe, die große Mannigfaltigkeit besessen haben dürfte; immer neue Typen werden durch die fortschreitende phytopaläontologische Forschung klargestellt.

Nach dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse lassen sich zwei Gruppen (nach Wieland) unterscheiden:

A. Cycadeoideae. Stämme vorherrschend knollen- oder säulenförmig, Blüten sitzend. Staubblätter am Grunde miteinander verbunden, am Ende \pm deutlich gefiedert und zahlreiche Pollensäcke tragend.

Gut bekannt: *Cycadeoidea* (= *Bennettites*) *Gibsoniana* aus der unteren Kreide Englands, *Cyc. Morterei* aus der unteren Kreide Frankreichs, zahlreiche Formen (*C. dacotensis*, *ingens*, *Wielandi* etc.) aus Nordamerika.

B. Williamsonieae. Stämme wie bei A, aber auch stark verzweigt. Blüten oft gestielt. Staubblätter lappenförmig, sternförmig gestellt, nicht oder wenig gefiedert, mit verminderter Pollensackzahl beiderseits der Mittelrippe.

Williamsonia, z. B. *W. gigas*, *W. whitbyensis* u. a. — *Wielandiella*, *Williamsoniella* (Abb. 288). Die beiden letztgenannten Gattungen insbesondere durch die dichasial verzweigten Stämme, die vereinfachten Blätter und die Blüten ausgezeichnet.

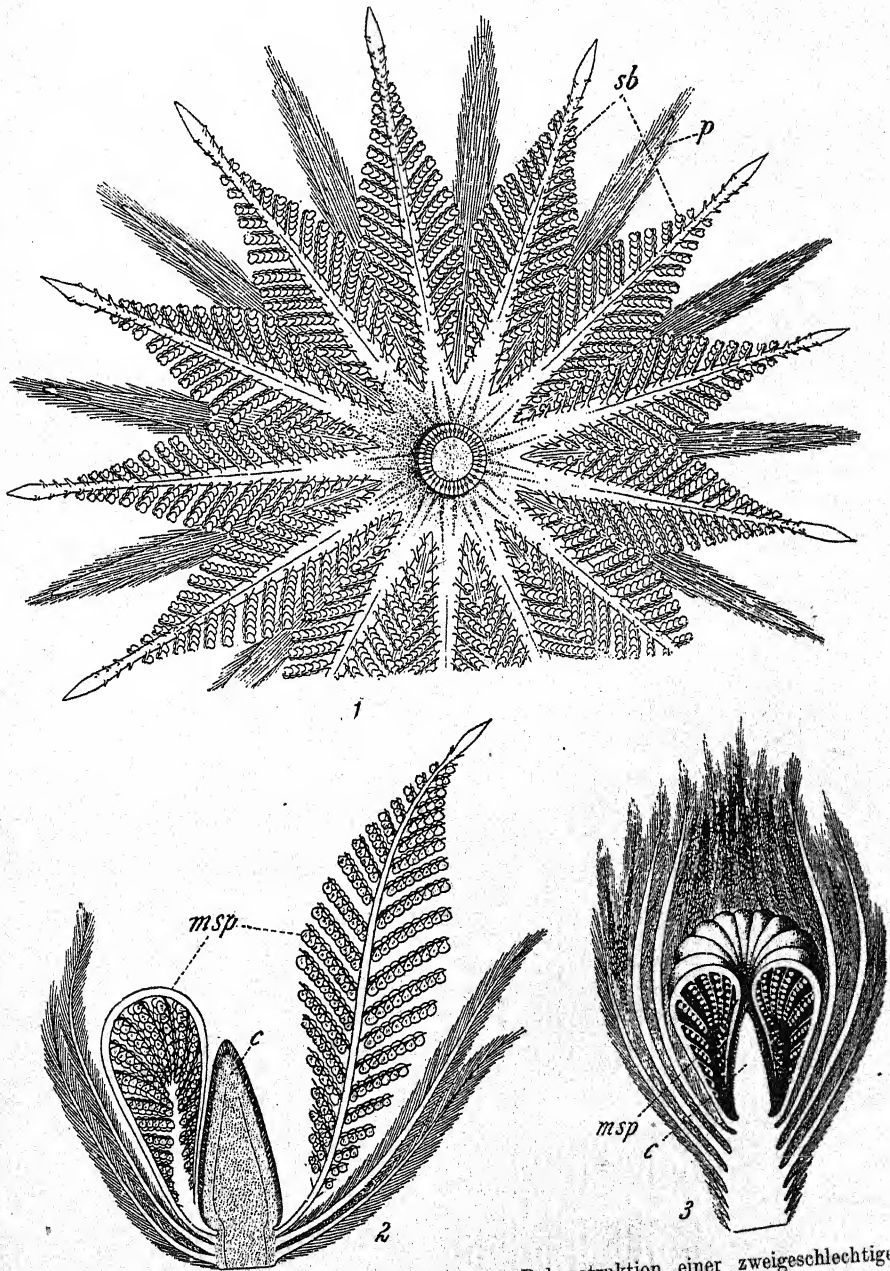


Abb. 287. *Bennettitinae*. *Cycadeoidea ingens*; Rekonstruktion einer zweigeschlechtigen Blüte. — Fig. 1. Ganze Blüte von oben gesehen; *p* Perianth, *sb* Staubblätter, in der Mitte das Gynöceum. — Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Blüte; die Staubblätter (*msp*) sind noch eingekrümmt, *c* Gynöceum. — Fig. 2. Längsschnitt durch eine weiter vorgeschrittene Blüte; Bezeichnungen wie in Fig. 3. — Nach Wieland.

Die Blätter der *Bennettitinae* sind unter verschiedenen Namen (*Otozamites*, *Zamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Anomozamites* etc.) beschrieben worden; nur zum kleinsten Teile ist ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Stamm- und Blütenformen sichergestellt.

Nach dem geschilderten Baue ist kaum daran zu zweifeln, daß die *Bennettitinae* typische Blüten besaßen. Sie nehmen eine überaus bemerkenswerte Stellung zwischen den *Cycado-*

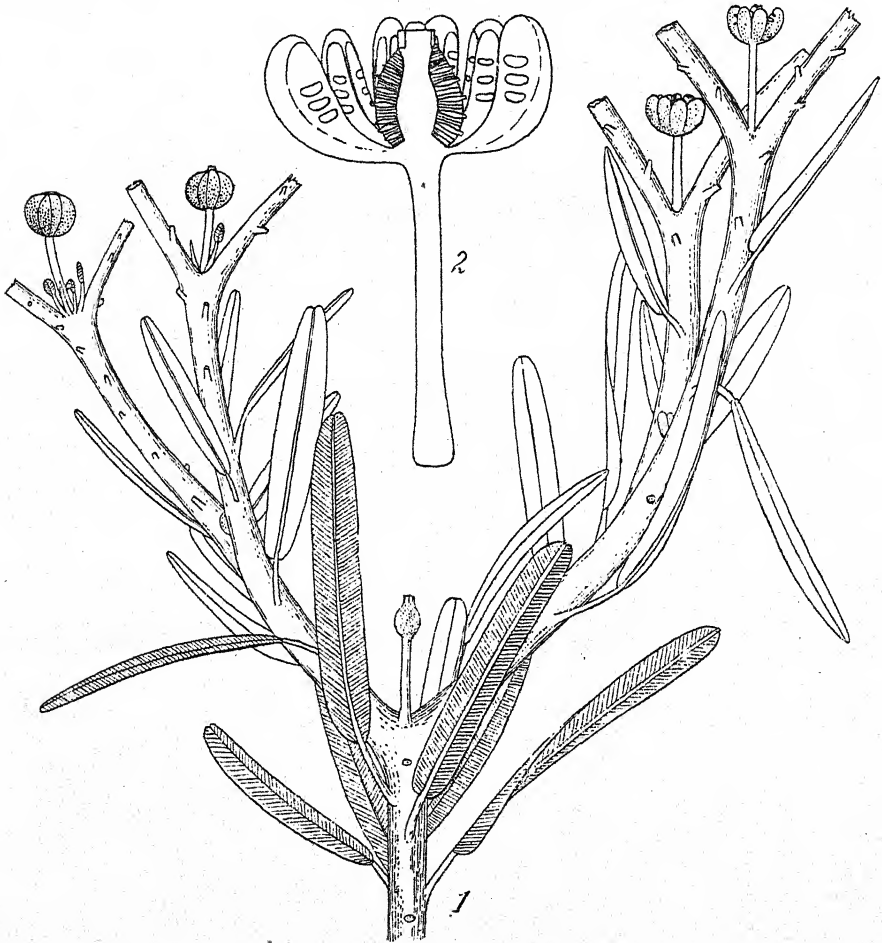


Abb. 288. — *Bennettitinae*. — Rekonstruktion von *Williamsoniella coronata*; Fig. 1. Sproß mit Blättern und Blüten; Fig. 2. Einzelne Blüte. — Nach Thomas.

filicinae, den *Cycadinae* und den übrigen Gymnospermen ein. Den *Cycadofilicinae* nähern sie sich vor allem in dem Baue der wedelähnlichen Staubblätter; sie unterscheiden sich von ihnen bedeutend durch die Blütenbildung. Durch die Merkmale, welche eine Annäherung an die *Cycadofilicinae* darstellen, erscheinen die *Bennettitinae* sogar primitiver als die *Cycadinae*. Von den *Cycadinae* unterscheiden sich die *Bennettitinae* vor allem durch die weitgehende Reduktion der fertilen Fruchtblätter, welche einen, ein einziges endständiges Ovulum tragenden Stiel darstellen. In dieser Hinsicht nähern sie sich den übrigen Gymnospermen. Über die Möglichkeit der Ableitung der Angiospermenblüte von Blüten des

Bennettitinae-Typus vergleiche man die Ausführungen am Beginne der Besprechung der Angiospermen. Hier sei nur erwähnt, daß es mir wahrscheinlich erscheint, daß sie ein ausgestorbenes Endglied der *Cycadofilicinae*—*Cycadinae*-Reihe sind, bei dem es zu einer, von den Angiospermen ganz grundverschiedenen „Angiospermie“ durch den Zusammenschluß der Enden der Interseminalschuppen gekommen ist.

3. Klasse. *Cordaitinae*¹³¹).

Nur fossil bekannt. Stamm stark verzweigt, ohne Holzgefäße im sekundären Holze. Laubblätter relativ groß, flächig verbreitert, schraubig angeordnet, an den Enden der Sprosse gehäuft, aber nicht gefiedert. Fruchtblätter je eine endständige Samenanlage tragend, bzw. ganz zur Bildung einer solchen aufgebraucht. Weibliche Blüte aus 1 Fruchtblatt bestehend. Staubblätter stielförmig mit 5 bis 6 Pollensäcken. Befruchtungsvorgang nicht vollständig bekannt.

Stämme verzweigt, baumförmig mit an den Sproßenden gehäuften Blättern; im Holzbaue an die Koniferen erinnernd; Tracheiden an den Radialwänden mit dicht gedrängten Tüpfeln; keine Jahresringe. Sekretbehälter vorhanden. Blätter schraubig gestellt, lanzettlich oder lineal-lanzettlich mit zahlreichen, parallel verlaufenden, nur ab und zu dichotom verzweigten Leitbündeln in den Blattflächen.

Blüten in achselständigen Infloreszenzen, eingeschlechtig, aber beide Geschlechter auf demselben Individuum (?). Die weiblichen Infloreszenzen (Abb. 289, Fig. 4) bestehen aus knospenförmigen Anhäufungen steriler Blätter, von denen einzelne in den Achseln Blüten tragen, die nur aus je einem Fruchtblatt bestehen, welches am Ende eine orthotrope Samenanlage trägt. Diese Infloreszenzen stehen in ährenförmiger Anordnung an Seitenästen, die über den Achseln von Laubblättern entspringen.

Die männlichen Blüten (Abb. 289, Fig. 3) bestehen aus zahlreichen Pollenblättern mit je 5—6 Pollensäcken und am Grunde aus einem Perianthium von schuppenförmigen Blättern (*b*). Diese männlichen Blüten stehen ebenfalls in ährenförmigen Infloreszenzen (Abb. 289, Fig. 2). Die Pollenkörner scheinen eine größere Zahl von sterilen Prothalliumzellen oder generativen Zellen enthalten zu haben, als die meisten der rezenten Gymnospermen.

Die *Cordaitinae* gehören zu den ältesten fossilen Anthophyten, ihre Reste finden sich vom Devon bis zum Jura, am häufigsten im Carbon.

¹³¹) Grand'Eury C., Flore carbonifère du dépt. de la Loire et du centre de la France. 1877. — Renault B., Struct. comp. de quelq. tiges de la flore carbonif. Nouv. Arch. du Mus., ser. II., vol. 2., 1879. — Solms-Laubach H. Gr. zu, Einleitung in die Palaeophytol. Leipzig 1887. — Potonié H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontol. Berlin 1899; 2. Aufl. v. W. Gothan, 1921. — Flahault Ch., La Paléobotanique. Paris 1903. — Stopes M. C., On the leaf-struct. of *Cord.* New Phytol., II., 1903. — Zeiller R., Les progr. d. l. paléob. d. l'ère des Gymnosper. Progr. rei bot., II., 1907. — Scott D. H., Stud. in foss. Bot., 2. ed., vol. II., 1909. — Elkins M. G. and Wieland G. R., Cordaitan Woods. Am. Journ. of Sc., XXXVIII., 1914.

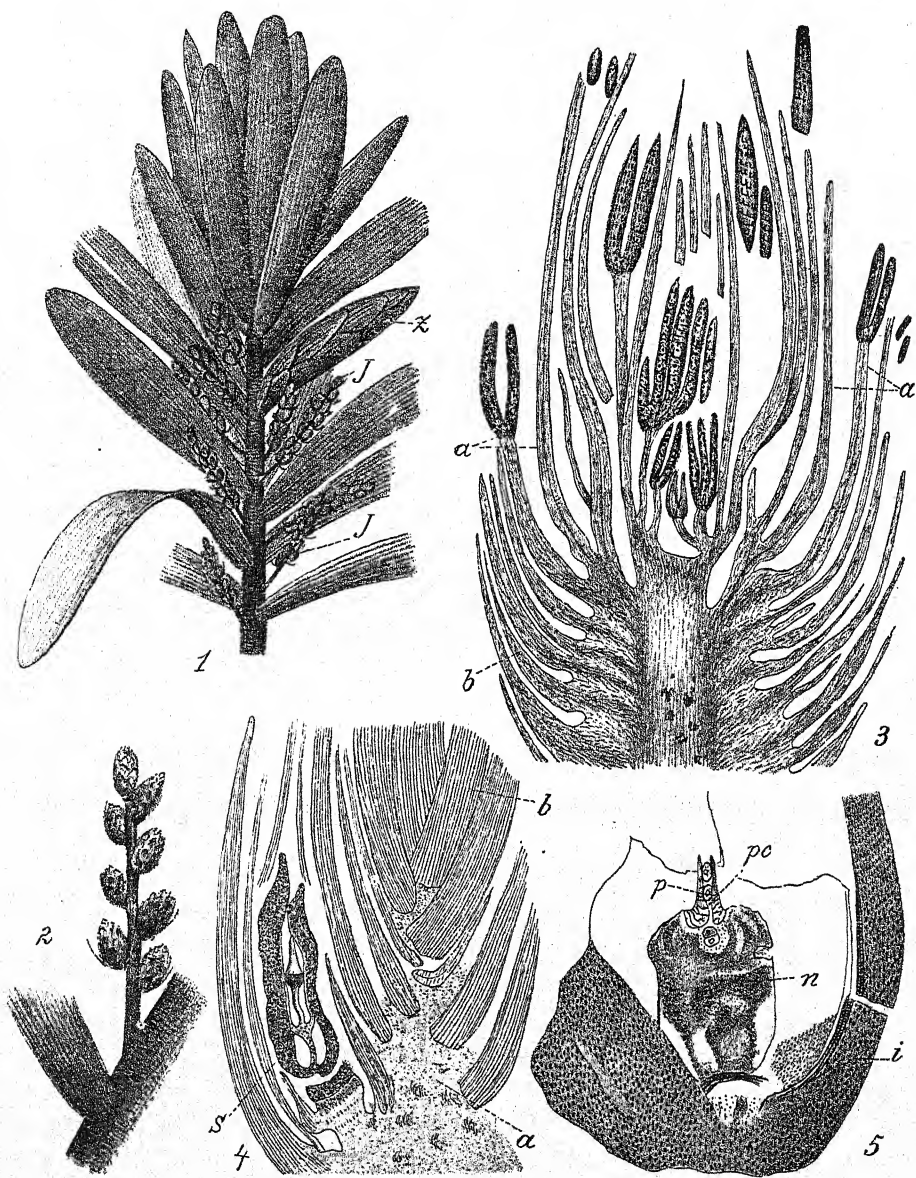


Abb. 289. *Cordaites*. — Fig. 1. Zweig von *C. laevis* mit Infloreszenzen (*J*) und einem Seitenzweige (*Z*); verkl. — Fig. 2. Zweigstück davon mit einem, wahrscheinlich ♂ Blüten tragenden Aste; nat. Gr. — Fig. 3. Längsschliff durch eine männliche Blüte von *C. Penjoni*; *a* Staubblätter, *b* Perianthblätter; 10fach vergr. — Fig. 4. Längsschliff durch eine weibliche Infloreszenz von *C. Williamsoni*; *a* Achse, *b* sterile Blätter, *S* Samenanlage; 10fach vergr. — Fig. 5. Längsschliff durch eine Samenanlage von *C. Grand'Euryi*; *i* Integument, *n* Nucellus, *pc* Pollenkammer, *p* Pollenkörner; 35fach vergr. — Fig. 1 u. 2 nach Grand'Eury, Fig. 3–5 nach Renault.

Die bisher bekannt gewordenen Formen lassen sich in eine Familie, die der *Cordaitaceae* (Abb. 289) zusammenfassen. Unter verschiedenen Namen wurden Teile von solchen beschrieben: Stammstücke als *Cordaioxylon*, isolierte Markstücke des Stammes als *Artisia*, Wurzeln als *Amyelon*, Infloreszenzen als *Antholithus* oder *Cordaianthus*, Samen als *Cordaiospermum*, *Diplotesta*, *Leptocaryon* u. a. m.

Was die Beziehungen der *Cordaitinae* zu den anderen Gymnospermen anbelangt, so sind solche einerseits zu den *Cycadinae* und *Bennettitinae* vorhanden, andererseits, und zwar sehr deutliche, zu den *Ginkgoinae* und Koniferen.

Die *Cordaitinae* dürften analog wie die *Cycadinae* und *Bennettitinae* ihren Ursprung in *Cycadofilicinae*-artigen Typen haben; der Samenanlagenbau zeigt Übereinstimmung in allen wesentlichen Teilen; die zu den *Cordaitinae* gestellte Gattung *Poroxylon* zeigt in ihrem Holzbaue direkt Beziehungen zu den *Cycadofilicinae* (Reste zentripetalen Holzes).

Die Übereinstimmung der *Cordaitinae* mit den *Ginkgoinae* besteht insbesondere im Blütenbau, und zwar sowohl in dem der weiblichen, wie der männlichen Blüten. Die Annäherung an primitive Koniferen, z. B. *Araucaria* ist so groß, daß beispielsweise das Unterscheiden von Stammstücken der beiden Gruppen Schwierigkeiten bereitet. Die *Cordaitinae* stellen geradezu den Übergang von den *Cycadofilicinae* zu den Koniferen dar und sind deshalb für die Klarstellung der Phylogenie der letzteren von besonderer Wichtigkeit.

4. Klasse. *Ginkgoinae*¹³²⁾.

Stamm stark verzweigt. Holzgefäße im sekundären Holze fehlen. Laubblätter flächig verbreitert, fächerförmig, eingeschnitten, schraubig gestellt. Fruchtblätter je eine endständige Samenanlage tragend, respektive ganz zur Bildung derselben aufgebraucht. Weibliche Blüten in der Regel aus zwei Fruchtblättern bestehend. Staubblätter in der Regel mit zwei Pollensäcken. Befruchtung durch Spermatozoiden.

Stamm baumförmig, reich verzweigt, mit Kurz- und Langtrieben. Leitbündel kollateral mit sekundärem Dickenwachstum wie bei den Koniferen. Harzgänge in den parenchymatischen Teilen. Laubblätter fächerförmig, zu meist in der Mitte eingeschnitten und dadurch zweilappig (Abb. 290, Fig. 4) (manchmal wiederholt sich diese Lappung — Andeutung einer Fiederung?), schraubig gestellt, nur eine Vegetationsperiode überdauernd, daher die Pflanze einem Laubbaume ähnlich. In jedes Laubblatt tritt ein Leitbündel ein, das sich alsbald in zwei teilt; jeder dieser Äste tritt in je eine Blatt-

¹³²⁾ Heer O., Zur Geschichte der *Ginkgo*-artigen Bäume. Englers Botan. Jahrb., 1881. — Hirasé S., Études sur la fecond. et l'embryogen. d. *Ginkgo biloba*. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, VIII., 1895 et XII., 1898; Furth. stud. on the fertil. and embryog. in *G. b.* Bot. Mag. Tokyo, XXXII., 1918. — Fujii K., On the diff. views hitherto propos. regard. the morphol. of the flowers of *G. b.* Bot. Mag. Tokyo, X., 1896. — Engler A. in Natürl. Pflanzenfam., Nachtr., Leipzig 1897. — Wettstein R. v., Die weibliche Blüte von *Ginkgo*. Öst. bot. Zeitschr., 1899. — Seward A. C. and Gowan J., The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba*). Ann. of Bot., XIV., 1900. — Spieß K. v., *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen. Öst. bot. Zeitschr., 1902. — Miyake K., The spermatoz. of *Ginkgo*. Journ. of appl. micr., V., 1906. — Buscalioni L. e Trinchieri G., Sul polymorf. fogl. d. *G. b.* Malpighia, XXI., 1907. — Sprecher A., Le *Ginkgo biloba* L. Genève 1907 und die Literatur-Übersicht daselbst; Rech. s. l'orig. d. syst. secrét. d. *G. b.* Beitr. Bot. Zentrabl., 1, XXIV., 1908. — Starr A. M., The microsporoph. of *G. b.* Bot. Gaz., XLIX., 1910. — Jeffrey E. C. and Torrey R. E., *G. and the microspor. mechan.* Bot. Gaz., LXII., 1916.

hälfte ein, sich dort dichotom teilend. Blüten zweihäusig. Männliche Blüten in den Achseln von Blättern der Kurztriebe, kätzchenförmig, nur aus Staubblättern bestehend; diese zahlreich, in der Regel mit 2 Pollensäcken (abnormerweise 1—5) (Abb. 290, Fig. 3). Weibliche Blüten (Abb. 290, Fig. 1 u. 2)

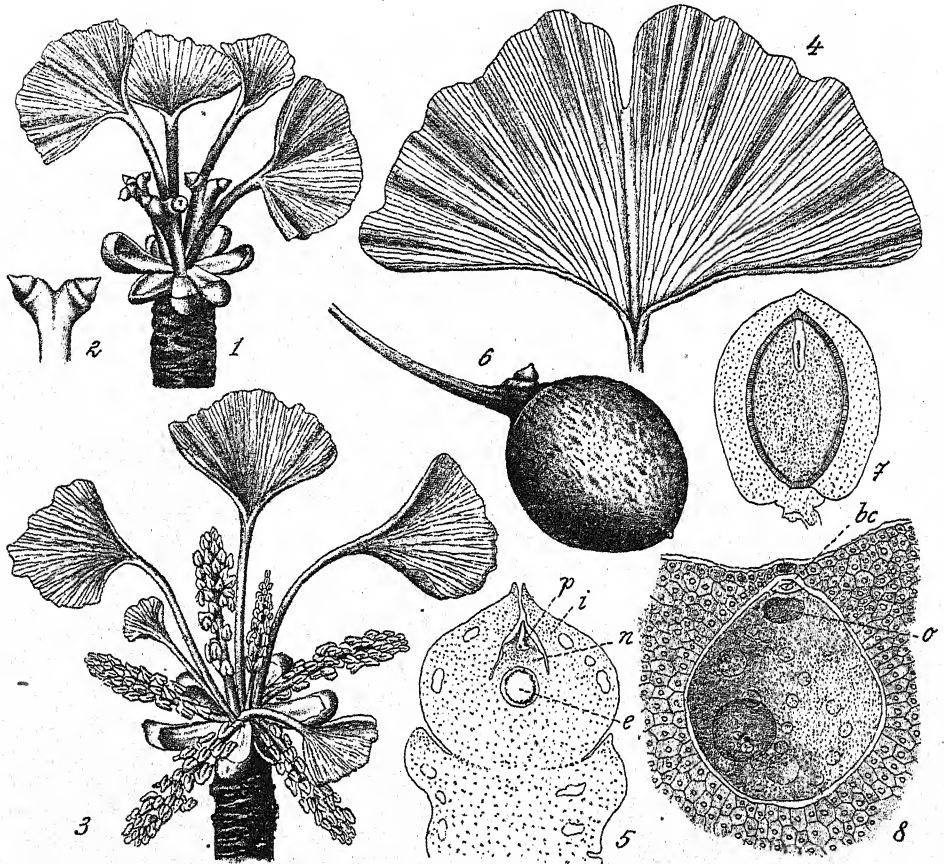


Abb. 290. *Ginkgo biloba*. — Fig. 1. Kurztrieb mit weiblichen Blüten; nat. Gr. — Fig. 2. Eine weibliche Blüte; etwas vergr. — Fig. 3. Kurztrieb mit männlichen Blüten; nat. Gr. — Fig. 4. Laubblatt; nat. Gr. — Fig. 5. Samenanlage im Längsschnitte; *n* Nucellus, *e* Endosperm, *i* Integument, *p* Pollenkammer; 15fach vergr. — Fig. 6. Reifer Same; nat. Gr. — Fig. 7. Derselbe im Längsschnitte; nat. Gr. — Fig. 8. Archegonium; *o* Eikern, *bc* Bauchkanalzelle; 66fach vergr. — Fig. 1—4, 6, 7 Original, Fig. 5 nach Coulter und Chamberlain, Fig. 8 nach Strasburger.

ebenfalls in den Achseln von Blättern der Kurztriebe; jede Blüte besteht nur aus 2 Fruchtblättern, die je eine aufrechte Samenanlage tragen. Die Fruchtblätter sind bis auf einen kleinen unter der Samenanlage stehenden wulstartigen Rest zur Bildung derselben aufgebraucht. Samenanlage (Abb. 290, Fig. 5) mit einem Integument, durch welches ein Leitbündelring verläuft.

Nucellus mit Pollenkammer; 2 Archegonien. Windbestäubung. Die vegetative Zelle des Pollenkornes (Abb. 291, Fig. 1 u. 2, p_3) wird zu einem verzweigten

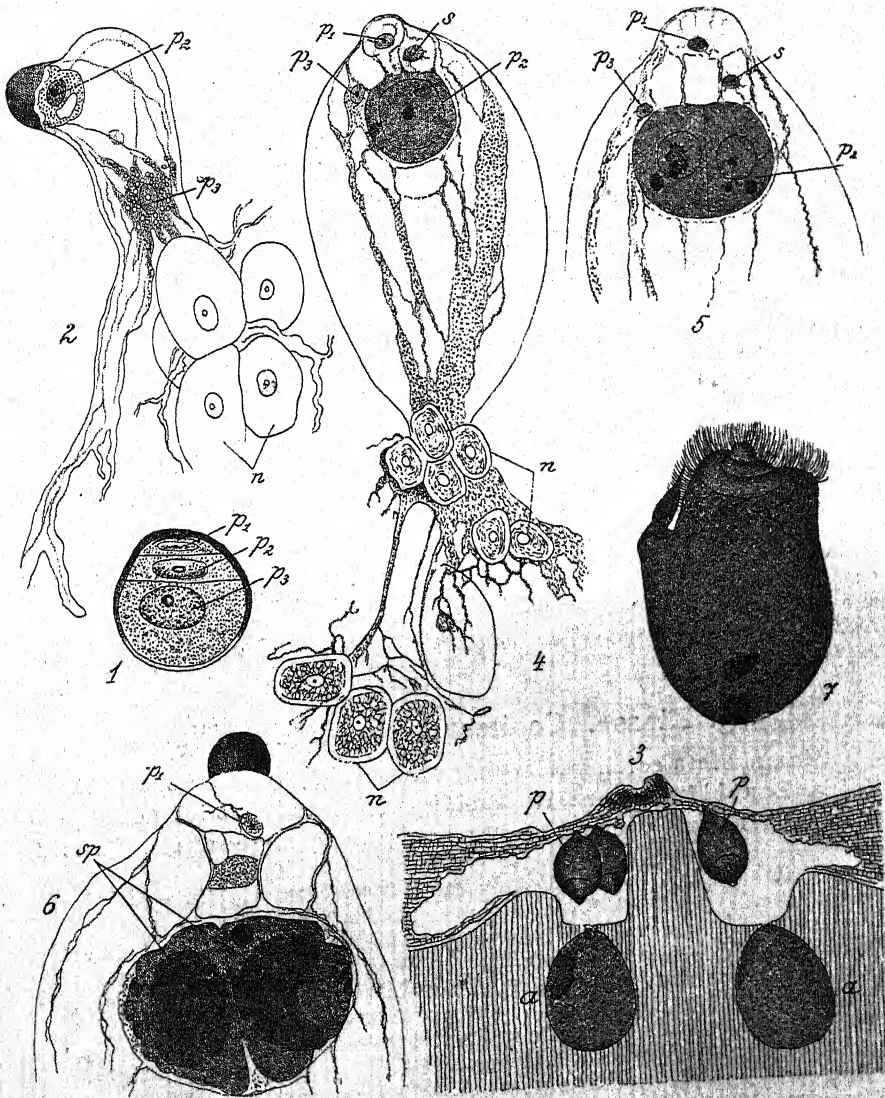


Abb. 291. Bildung des Pollenschlauches und der Spermatozoiden von *Ginkgo biloba*. — Fig. 1. Pollenkorn mit der „vegetativen“ (p_3), der antheridialen (p_2) und einer rudimentären Prothalliumzelle (p_1); 750fach vergr. — Fig. 2. Pollenkorn nach dem Austreiben des in das Nucellargewebe (n) eindringenden Pollenschlauches; 750fach vergr. — Fig. 3. Oberster Teil des Nucellus mit 3 Pollenkörnern (p); a Eizellen; 120fach vergr. — Fig. 4–6. Spermatozoidenbildung im Pollenschlauch; p_1 , p_2 , p_3 , n wie in Fig. 1 u. 2, s Wandzelle, sp Spermatozoiden; 180fach vergr. — Fig. 7. Reifes Spermatozoid; 520fach vergr. — Nach Hirasé.

Pollenschlauch, der in das Gewebe des Nucellus eindringt und der Befestigung und Ernährung des Pollenkornes dient. Die antheridiale Zelle (Fig. 1, 2 u. 4, p_2) liefert nach Abgabe der Wandzelle (s) zwei Spermatozoiden (Fig. 5—7) mit schraubig verlaufenden Wimperkränzen, die schwimmend zu den Archegonien gelangen. Die Befruchtung erfolgt erst mehrere Monate, nachdem das Pollenkorn in die Mikropyle gelangt ist, oft erst nach dem Abfallen der Samen. Samen steinfruchtartig mit fleischiger Außen- und harter Innenschicht des Integumentes (Abb. 290, Fig. 7). Embryobildung ohne Embryoträger. — Bildung vollkommen entwickelter reifer Samen ohne Embryo (wenigstens in europäischen Gärten) häufig.

Einzigste Familie: *Ginkgoaceae* mit einer rezenten Art: *Ginkgo biloba* (*Salisbury adiantifolia*), in China und Japan einheimisch, vielfach dort und in Gärten der extratropischen Zone als Zierpflanze in mehreren Formen kultiviert. Das stärkereiche Nährgewebe der Samen wird in der Heimat der Pflanze in geröstetem Zustande verzehrt.

Über die Beziehungen der *Ginkgoaceae* zu den *Taxaceae* und *Cordaitaceae* vergleiche das über diese Familien Gesagte. Die *Ginkgoaceae* wurden bis vor kurzem noch allgemein zu den *Taxaceen* gestellt, von denen sie durch die gestielten Blüten, die Blattform und die Spermatozoiden abweichen; in eben diesen Merkmalen nähern sie sich den früher besprochenen Gruppen der Gymnospermen.

Ginkgo biloba ist zweifellos ein Relikt einer ehemals verbreiteteren und formenreicheren Gruppe. Reste von Pflanzen, welche mit großer Wahrscheinlichkeit zu den *Ginkgoinae* gerechnet werden können, sind schon aus der Steinkohlenzeit bekannt geworden, das Maximum des Vorkommens solcher fällt in die Jurazeit. Bei den älteren Repräsentanten der Klasse scheint die Teilung der Blätter vielfach eine stärkere gewesen zu sein; auch scheinen dieselben, wenigstens zum Teil, oft eine größere Anzahl von Pollensäcken in den männlichen, eine größere Anzahl von Samenanlagen in den weiblichen Blüten aufgewiesen zu haben. *Baiera*, *Czekanowskia*, *Ginkgophyllum*, *Trichopitys* u. a. sind wahrscheinlich hierher gehörende fossile Formen.

5. Klasse. Coniferae, Nadelhölzer¹²³⁾.

Stamm stets reich verzweigt, ohne Holzgefäße im sekundären Holze. Laubblätter verhältnismäßig klein, nadel- oder schuppenförmig, schraubig, dekussiert oder quirlig angeordnet. Frucht-

¹²³⁾ Richard L. Cl., Comment. bot. de Conif. et Cycad. Stuttgart 1828. — Antoine F., Die Coniferen. Wien 1840—1847. — Gordon G., The Pinetum. Sec. Edit. London 1880. — Carrière M. E., Traité general des Conifères. 2. Edit. Paris 1867. — Henkel J. B. u. Hochstetter W., Synopsis der Nadelhölzer. Stuttgart 1865. — Eichler W. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II. 1., 1889. — Daguillon A., Recherches morphol. sur les feuilles des Conif. Paris 1890. — Beissner L., Handbuch der Nadelholzkunde, Berlin 1891; 2. Aufl., 1909. — Tubeuf C. Fr. v., Die Nadelhölzer. Stuttgart 1897. — Hempel G. und Wilhelm K., Die Bäume und Sträucher. I. Abt., Wien u. Olmütz, 1893. — Pilger R., *Taxaceae* in Engler A., Das Pflanzenreich, IV. 5, 1903; *Coniferae* in Nachtr. IV zu Natürl. Pflanzenfam., 1915. — Mayr H., Fremdl. Wald- und Parkbäume. 1906. — Hayata B., On *Taivania*, a new gen. of Conif. Journ. Linn. Soc., XXXVII., 1906. — Penhallow D. P., A Manual of the N. Am. Gymn. Boston 1907. — Clinton-Baker H., Illustrat. of Conif., vol. I—III., 1909—13. — Vierhapper F., Entw. ein. neuen Syst. d. Konif. Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1910. — Lotsy J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., III., 1911. — Saxton W. T., The classif. of Conif. New. Phytolog., XII., 1913. — Baker H. Cl., Illustr. of Conif., 1913. — Silva-Tarouca E., Uns. Freiland-Nadelhölzer, 1913. — Pardé L., Iconogr. d. Conif. fructif. en France, 1913 ff. — Shaw G. R., The gen. *Pinus*. Publ. Arnold

blätter ganz oder nahezu ganz zur Bildung der Samenanlagen aufgebraucht. Staubblätter schuppen- oder schildförmig. Befruchtung nicht durch Spermatozoiden.

Stämme baum- oder strauchförmig, monopodial und — wenigstens in der Jugend — meist sehr regelmäßig verzweigt, seltener (einige *Taxodioideae*) sympodial aufgebaut, sehr häufig mit Gliederung in Lang- und Kurztriebe. Leitbündel kollateral, mit cambialem sekundärem Dickenwachstum. Xylem nur in den primären Partien mit Ring- und Schraubentracheiden; spätere Tracheiden mit Hoftüpfeln an den Radialwänden (daneben Schraubenleisten,

Arbor., Nr. 5, 1914. — Miyabe K. and Kudo Y., Icon. of the essent. forest trees of Hokkaido. Fasc. 1—3, 1920/21.

Über die anatom. Literatur vgl. Prantl K. in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., II., 1., S. 33, 1889; ferner: Jeffrey E. C., The compar. anat. and phylog. of the Conif. I. Mem. Bot. Soc. nat. hist., V., 1903; II., 1. c., VI., 1905. — Penhallow D. P., Anat. of the N. Am. Conif. I. Am. Nat., Boston 1904. — Gothan W., Zur Anat. leb. u. foss. Gymn.-Hölz. Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 44, 1905. — Burgerstein A., Vergl. Anat. d. Holz. d. Conif. Wiesner-Festschr., 1906.

Literatur über den Blütenbau: Baillon H., Recherches organog. sur la fleur fem. des Conif. Ann. sc. nat., Bot., ser. IV., tom. 14, 1860. — Caspary R., De Abietinearum floris fem. structura morphol., Königsberg 1861. — Parlatore F., Studi organografici sui fiori e sui frutti delle Conif. Firenze 1864. — Eichler A. W., Sind die Coniferen gymnosperm oder nicht? Flora 1873; Blütendiagramme, Bd. I, 1875; Über die weibl. Blüten der Conif., Monatsb. der Akad. Berlin, 1881. — Stenzel G., Beobacht. an durchwachs. Fichtenzapf. Nov. Act. Nat. Cur., XXXVIII., 1876. — Arcangeli G., Sur la struct. d. l. fleur fem. d. Conif. et sur la question de la gymnosperm. Compt. rend. Congr. int. de Bot., Paris 1878. — Čelakovský L., Zur Kritik d. Ansichten von der Fruchtsch. d. Abiet. Abh. d. k. böhm. Ges. d. Wissensch., VI., 11, 1882; Die Gymnospermen, a. a. O., VII., 4, 1890; Nachtr. dazu in Englers Bot. Jahrb., XXIV. Bd., 1897; Neue Beitr. z. Verst. d. Fruchtsch. d. Conif. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXV., 1900. — Delpino F., Applic. di nuovi crit. per la classific. delle piante. II. Mem. Acad. Bologna, 1889. — Penzig O., Pflanzen-Teratologie, II. Bd. Genua 1894. — Worsdell W. C., The struct. of the female „flower“ in *Coniferae*. Ann. of Bot., XIV., 1900; Morphol. of the fem. flower of *Cephalotaxus*. Ann. of Bot., XV., 1901. — Schumann K., Über die weibl. Blüte der Conif. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1902. — Spieß K. v., *Ginkgo*, *Cephalotaxus* u. die Taxaceen. Öst. bot. Ztschr., 1902. — Velenovský J., Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnosperm. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. XIV, 1903; Vergleichende Morphol., III. Teil, 1910. — Kubart B., Die weibl. Blüte v. *Junip. comm.* Sitzb. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., CXIV., 1905. — Robertson A., Some points in the morphol. of *Phylloclad.* Ann. of Bot., XX., 1906. — Renner O., Über d. weibl. Bl. v. *Junip. comm.* Flora, XCVII., 1907. — Modry A., Beitr. z. Morphol. d. Cupressineenbl. Jahresb. d. Realsch. III. Bez. Wien, 1909. — Pilger R., Die Morphol. d. weibl. Blütenspr. v. *Taxus*. Bot. Jahrb., XLII., 1909. — Herzfeld St., Zur Morphol. d. Fruchtsch. v. *Larix*. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., CXVIII., 1909; Die Entw. d. weibl. Bl. v. *Cryptomeria jap.* a. a. O., 1910; Die weibl. Koniferenbl. Österr. bot. Zeitschr., LXIV., 1914. — Gibbs L. S., On the developm. of fem. strob. in *Podocarpus*. Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Stiles W., The *Podocarpeae*. Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Saxton W. T., Contrib. Life hist. of *Actinostrobus*. Ann. of Bot., XXVII., 1913; Contrib. life hist. of *Tetracimis*, 1. c., XXVII., 1913. — Sinnott E. W., Morphol. of the reprod. struct. in *Podocarpineae*. Ann. of Bot., XXVII., 1913. — Eames A., Morphol. of *Agathis*. Ann. of Bot., XXVII., 1913. — Stase H. C., Vascul. anat. of the megasporoph. of Conif. Bot. Gaz., LX., 1915. — Burlingame L., Morphol. of *Araucaria bras.* Bot. Gaz., LVII., 1914; The orig. and relat. of *Arauc.* Bot. Gaz., LX., 1915. — Hutchinson A. H., Morphol. of *Keteleeria*. Bot. Gaz., LXIII., 1917.

(Fortsetzung auf der nächsten Seite!)

Streifungen u. dgl. bei einzelnen Formen). Harzgänge in der Rinde (Ausnahme *Taxus*), überdies bei den Abietaceen auch im Holze (vgl. Abb. 292).

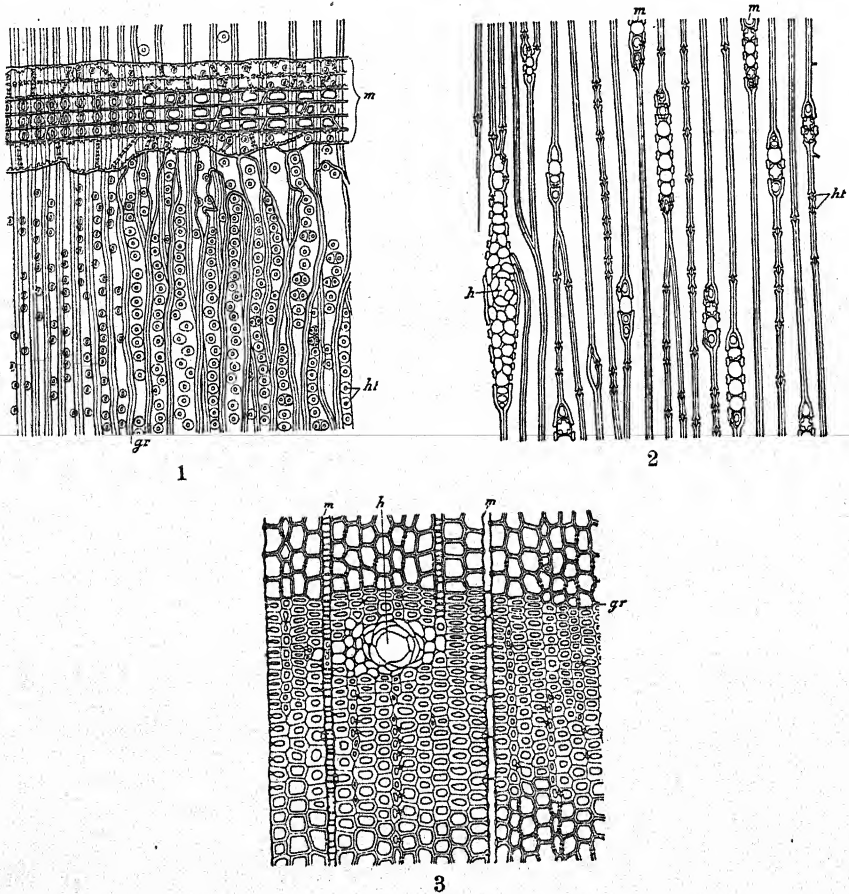


Abb. 292. Aufbau des Holzes einer Konifere (*Pinus silvestris*). — Fig. 1. Radialschnitt. — Fig. 2. Tangentialschnitt. — Fig. 3. Querschnitt; *gr* Grenze zwischen Herbst- und Frühjahrsholz, *m* Markstrahl, *ht* Hofftupfel, *h* Harzgang. — Nach Kny.

Die Blätter weisen häufig einen Polymorphismus auf, indem die Laubblätter der Keimpflanzen nicht selten von den späteren abweichen (Abb. 5,

Literatur über Befruchtung und Embryobildung: Vgl. die auf S. 364 zitierte Literatur, ferner: Dixon H. N., Fertiliz. of *Pin. silv.* Ann. of Bot., VIII., 1894. — Coulter J. M., Notes on the fertil. and. embryog. of Conif. Bot. Gaz., XXII., 1897. — Woyczizki Z., Üb. d. Befr. bei d. Conif. Warschau 1899 (russisch). — Chamberlain C. J., Oögenes. in *Pin. Laricio*. Botan. Gaz., XXVII., 1899. — Jäger L., Beitr. z. Kennntn. d. Endospermbildg. u. Embryobildg. v. *Taxus*. Flora, 1899. — Arnoldi W., Embryog. v. *Cephalot*. Flora, 1900. — Murill W. A., The developm. of the archeog. and fertil. in the Hemlock Spruce. Ann. of Bot., XIV., 1900. — Worsdell W. C., The vasc. struct. of the

Fig. 2 u. Abb. 293, Fig. 1), und indem an den späteren Sprossen nicht selten eine Gliederung in schuppenförmige oder häutige Niederblätter und in Laubblätter eintritt. Laubblätter stets ungeteilt, schmal, „nadelförmig“ oder

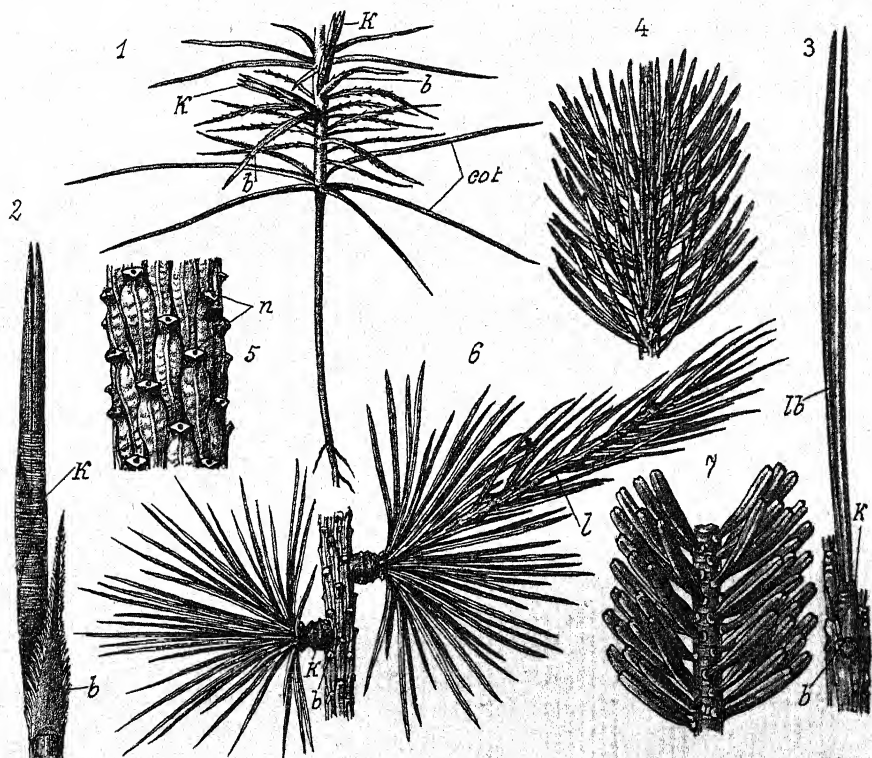


Abb. 293. Blattformen und Blattstellungen bei Koniferen. — Fig. 1. Keimling von *Pinus insignis* mit Keimblättern (*cot*), Primordialblättern (*b*) und in den Achseln derselben auftretenden Kurztrieben (*k*); nat. Gr. — Fig. 2. Junger Kurztrieb (*k*) von *Pinus nigra* mit Nieder- und 2 Laubblättern, in der Achsel eines Niederblattes (*b*) auftretend; nat. Gr. — Fig. 3. Derselbe Kurztrieb im ausgewachsenen Zustande; nat. Gr. — Fig. 4. Ästchen von *Picea excelsa*; nat. Gr. — Fig. 5. Älterer Ast von *Picea excelsa* nach dem Abfallen der Laubblätter; *n* Blattnarben; nat. Gr. — Fig. 6. Ast von *Larix decidua* mit 2 Kurztrieben (*k*), welche in den Achseln von Laubblättern (*b*) auftreten und von denen der obere in einen Langtrieb (*l*) auswächst; nat. Gr. — Fig. 7. Ästchen von *Abies alba*; nat. Gr. — Original.

schuppenförmig, zumeist mehrjährig, quirlig, dekussiert oder schraubig gestellt, im letzteren Falle manchmal durch Drehungen des Blattes scheinbar

ovul. of *Cephalot.* Ann. of Bot., XIV., 1900. — Coker W. C., Notes on the gametoph. and embr. of *Podocarpus.* Bot. Gaz., XXXIII., 1901. — Miyake K., Contrib. to the fertiliz. and embryog. of *Abies bals.* Beih. z. bot. Centralbl., 1903; On the developm. of the sex. org. and fertiliz. in *Picea excelsa.* Ann. of Bot., 1903. — Lawson A., The gametoph., arch. etc. of *Sequoia semperv.* Ann. of Bot., 1904; The gametoph. etc. of *Cryptomeria jap.* l. c., 1904; The gametoph. etc. of the *Cupressaceae*, l. c., 1907; The gametoph. etc. of *Pseudotsuga Dougl.*, l. c., 1909; The gametoph. etc. of *Sciadopitys*, l. c., 1910. — Ferguson M. C., Con-

zweizeilig. Eine Eigentümlichkeit mehrerer Gattungen (*Sciadopitys*, *Pinus*) besteht darin, daß die Langsprosse nur Niederblätter aufweisen und daß die Laubblätter zu 2—7 am Ende von Kurztrieben stehen, die in den Achseln jener auftreten (vgl. Abb. 293, Fig. 2 u. 3).

In der Regel durchzieht jedes Laubblatt ein Leitbündelstrang ohne weitere Verzweigung in der Lamina; wo eine solche Verzweigung vorkommt, ist sie gabelig. Eine Eigentümlichkeit vieler Abietaceen besteht darin, daß der mediane Strang in der Lamina zwei Leitbündel enthält. Die Leitbündel sind kollateral, von eigentümlichen Transfusionsgeweben umgeben. Harzgänge sind in den Blättern häufig. Der Gesamtbau der Blätter deutet zumeist auf xerophytische Anpassungen (vgl. Abb. 294).

Die Blüten sind stets eingeschlechtig.

Die männlichen Blüten sind zumeist „kätzchen“-ähnlich; sie bestehen in allen Fällen (vgl. Abb. 297, Fig. 4; Abb. 298, Fig. 2; Abb. 302, Fig. 2; Abb. 308, Fig. 2; Abb. 309, Fig. 2) aus zahlreichen Staubblättern, die in ihrer Stellung mit den Laubblättern im wesentlichen übereinstimmen; nicht selten findet sich am Grunde der Blüte ein aus schuppenförmigen Niederblättern bestehendes, als Schutz für die Blütenknospe fungierendes Perianth (vgl. z. B. Abb. 298, Fig. 2; Abb. 308, Fig. 2; Abb. 309, Fig. 2). Die männlichen Blüten sind achselständig, seltener (z. B. manche *Cupressaceae*) endständig an achselständigen Seitensprossen; im ersteren Falle stehen sie sehr häufig in razemösen Infloreszenzen (Abb. 296). Die Pollenblätter sind schuppenförmig und gestielt (Abb. 297, Fig. 5 u. 6; Abb. 300, Fig. 3 u. 4; Abb. 305, Fig. 2; Abb. 308, Fig. 3 u. 4; Abb. 309, Fig. 3 u. 4) oder (*Taxus*) schildförmig, sie tragen an der Unterseite 2—20 Pollensäcke. Pollenkörner bei den meisten Abietaceen und bei *Podocarpus* mit 2 blasigen Auftreibungen der äußersten Membranschicht (Flugapparat?, vgl. Abb. 271, Fig. 1).

Die weiblichen Blüten stehen immer in den Achseln von Deckblättern („Deckschuppen“) und bestehen aus einem bis zahlreichen Fruchtblättern. Dieselben sind ganz oder nahezu ganz zur Bildung je einer Samenanlage verbraucht, so daß sterile Teile der Fruchtblätter ganz fehlen oder nur als kleine wulstförmige Bildungen an der Basis der Samenanlagen zu

trib. to the knowl. of the life hist. of *Pinus*. Proceed. Wash. Acad., vol. VI., 1904 und das Literaturverz. daselbst. — Porsch O., Üb. einig. neuere phylog. bemerk. Ergebn. d. Gametophytenerforsch. Festschr. d. naturw. Ver. Univ. Wien, 1907 und die daselbst zitierten Arbeiten von Coker u. Lawson (*Cephalotaxus*), Coulter, Land und Robertson (*Torreya*), Young (*Daerydium*), Jeffrey u. Chryslor (*Podocarpus*), Lopriore u. Thompson (*Araticaria*), Land (*Thuja*), Juel u. Norén (*Juniperus*). — Norén C. O., Zur Kenntn. d. Entw. v. *Saxegothaea*. Svensk. Bot. Tidskr., II., 1908. — Kildahl J., The morphol. of *Phylloclad*. Bot. Gaz., XLVI., 1908. — Burlingame L. L., The staminate cone etc. of *Podocarpus*. Bot. Gaz., XLVI., 1908. — Miyake K., The developm. of gametoph. etc. *Cunninghamia*. Bot. Mag. Tokyo, 1908. — Thomson R. B., On the pollen of *Microcachrys*. Bot. Gaz., XLVII., 1909. — Hutchinson A. H., The male gametoph. of *Abies*. Bot. Gaz., LVII., 1914; On the male gametoph. of *Picea*, l. c., 1915; Fertilizat. in *Abies*, l. c., 1915. — Herzfeld St., *Ephedra campylopoda* etc., Denkschr. Akad. d. W. Wien, 98., 1922 und die dort zitierte Literatur.

konstatieren sind. In den weiblichen Blüten entstehen zumeist aus der Achse der Blüte schuppenförmige oder wulstförmige, mit dem Blattkissen des Deckblattes oft zum Teil verbundene Gebilde, welche die Samenanlagen zum Teil umhüllen oder sie seitlich bedecken und die als „Fruchtschuppen“ oder als „Fruchtwülste“ bezeichnet werden (Abb. 295)¹³⁴⁾.

Die weiblichen Blüten stehen in Infloreszenzen; vereinzelte scheinbare Ausnahmen (z. B. die Einzelblüten von *Taxus*) bei abgeleiteten Formen.

Die weiblichen Blüten der Koniferen, in erster Linie die der *Abietaceae*, sind der Gegenstand zahlreicher Erörterungen gewesen, die heute noch nicht zu einer Übereinstimmung

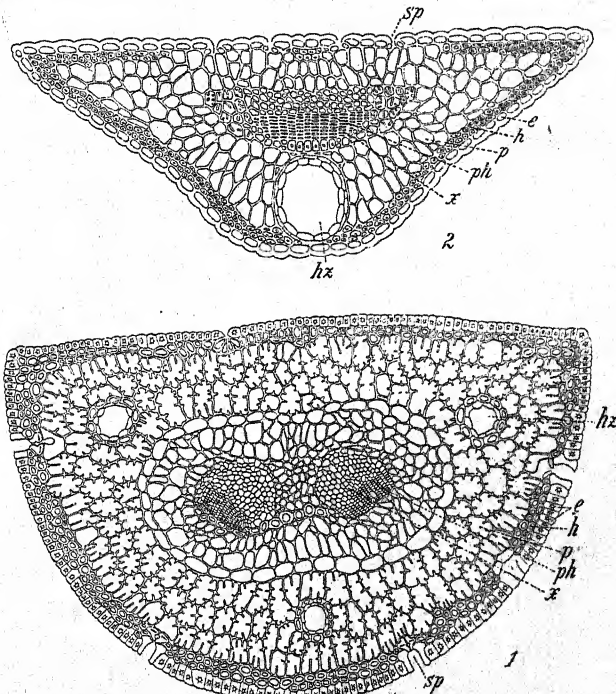


Abb. 294. Querschnitte durch Koniferen-Laubblätter. — Fig. 1. *Pinus nigra*. — Fig. 2. *Juniperus communis*; x Xylem, ph Phloem, p Assimilations-Parenchym, h Hypoderm, e Epidermis, hz Harzgang, sp Spaltöffnung. — Stark vergr. — Original.

geführt haben (vgl. die Literatur S. 435). Es stehen sich diesbezüglich insbesondere zwei prinzipiell ganz verschiedene Auffassungen gegenüber; nach der einen sind die „Blütenzapfen“ der Koniferen Einzelblüten, nach der zweiten Infloreszenzen. Immer mehr erscheint es als unzweifelhaft, daß die zweiterwähnte Auffassung die berechtigte ist. Aber auch bei den Anhängern dieser zweiten Anschauung gehen die Deutungen der einzelnen Teile sehr auseinander.

Die in diesem Buche angenommene Deutung beruht einerseits auf einem eingehenden morphologischen Vergleiche der weiblichen Blüten der *Ginkgoaceae* und Koniferen, welcher zeigt, daß sich eine ganz allmähliche Ableitung der Typen voneinander vornehmen läßt;

¹³⁴⁾ „Ovular-Schuppen“ oder „Wülste“ nach Vierhapper.

sie beruht anderseits auch auf der Voraussetzung, daß die männlichen und weiblichen Infloreszenzen, bzw. Blüten wenigstens in den meisten Fällen annähernd homolog gebaut sein dürften (vgl. z. B. Abb. 297). Nach dieser Deutung sind daher die „Zapfen“ der Koniferen Infloreszenzen, die „Fruchtschuppen“ oder Fruchtwülste sind am Grunde

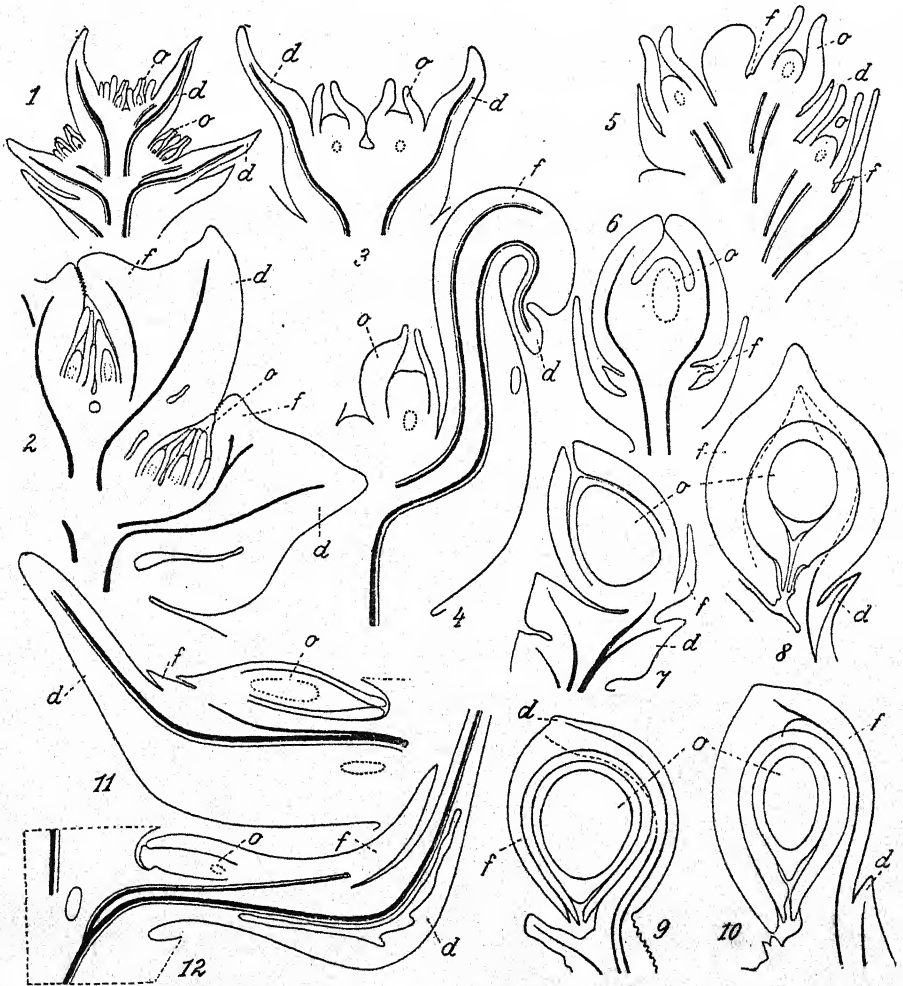


Abb. 295. Übersicht der Deckschuppen- (d) und Fruchtschuppen- resp. Fruchtwulstbildungen (f) bei Coniferen. o = Samenanlage. — Fig. 1. *Cupressus Bentharii* im Aufblühstadium, Fig. 2 der Fruchtreife sich nähernd. — Fig. 3 u. 4. Dieselben Stadien von *Chamaecyparis Lawsoniana*. — Fig. 5. *Phyllocladus alpinus* im Aufblühstadium. — Fig. 6. *Taxus baccata* ebenso. — Fig. 7. *Dacrydium cupressinum*. — Fig. 8. *Podocarpus spicata*. — Fig. 9. *P. dacrydioides*. — Fig. 10. *P. Totara*. — Fig. 11. *Cunninghamia Davidiana*. — Fig. 12. *Araucaria Balansae*. — Fig. 1–6, 11 u. 12 nach Aase, 7–10 nach Sinnott.

der Samenanlagen entspringende Neubildungen (Achsenbildungen oder solche in Verbindung mit den Basalteilen der Deckblätter), welche nach dem Schwinden der sterilen Teile der Fruchtblätter (= Makrosporophylle) die Funktion des Schutzes der Samenanlagen übernommen haben.

Eine Klarstellung des Baues der Koniferenzapfen wurde erschwert durch den Umstand, daß der Übergang vom Blüten- zum Fruchtzustand ein ganz allmählicher ist und zum Vergleiche oft einerseits der erstere, anderseits der letztere herangezogen wurde.

Samenanlage atrop oder anatrop, mit 1 Integument, dessen Endteil oft röhrenförmig verlängert ist. Pollenkammer im Nucellus fehlend oder klein. Archegonien 2 bis zahlreich. Die Pollenverbreitung erfolgt durch den Wind; Auffangen der Pollenkörner und Transport derselben in das Innere der Mikropyle durch einen an dieser ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen (Pollinationstropfen). Der Pollenschlauch wächst durch das Nucellargewebe zur Eizelle. Befruchtung durch nicht selbständig bewegliche Spermakerne; sie erfolgt oft erst recht spät nach der Bestäubung. In der Zwischenzeit sind die Pollenkörner infolge mannigfacher Verschlusseinrichtungen an der Mikropyle innerhalb des Integumentes eingeschlossen¹³⁵⁾. Die wichtigsten Eigentümlichkeiten der dem Gametophyten entsprechenden Teile der Samenanlagen und Pollenkörner wurden schon in dem allgemeinen Abschnitte über die Gymnospermen (S. 406 ff.) erwähnt.

Die Samen, bzw. Früchte sind bei einigen *Taxaceae* infolge eigentümlicher Ausbildung des Integumentes steinfruchtartig, sonst besitzen sie eine harte Testa. Bei einigen Gattungen erhalten sie durch Veränderungen benachbarter Teile (Fleischigwerden benachbarter Blätter oder Achsenteile) fleischige Hüllen oder Anhangsbildungen.

Bei den meisten *Abietaceae* werden die Deckblätter oder die Fruchtschuppen oder beide holzig und vergrößert, die ganzen Infloreszenzen werden zu „Fruchtzapfen“. Bei den *Cupressaceae* werden die aus Deckblättern und Fruchtschuppen bestehenden Teile entweder holzig und es entstehen Fruchtzapfen, welche denen der *Abietaceae* ähnlich sind oder diese Bildungen werden fleischig (Beerenzapfen). Geflügelte Samen sind bei Formen mit holzigen Zapfen häufig, dabei entstehen die Flügel aus den Integumenten oder durch

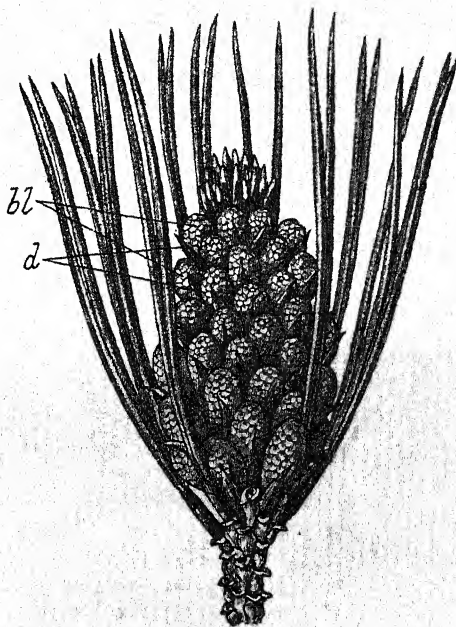


Abb. 296. Männliche Infloreszenz von *Pinus uncinata*. Jede Blüte (bl) steht in der Achsel eines Niederblattes (d). — Nat. Gr. — Original.

¹³⁵⁾ Vgl. Himmelbauer W., Die Mikropylerverschl. d. Gymnosp. etc. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., 1908.

Ablösung eines Stückes der Innenwand der Fruchtschuppe. Embryo stets mit Embryoträger, mit 2—15 Cotyledonen.

Was die phylogenetischen Beziehungen der Koniferen anbelangt, so hängt die Möglichkeit der Aufklärung derselben ganz wesentlich von einer Klarstellung des Baues der weiblichen Blüten ab. Bei der im Vorstehenden vertretenen Auffassung derselben erscheint die Klasse als etwas im allgemeinen Einheitliches und ist kein Grund dafür vorhanden, sie in entwicklungsgeschichtlich wesentlich verschiedene Gruppen zu zerlegen¹⁸⁹). Über die Unmöglichkeit, die Koniferen phylogenetisch an die *Lycopodiinae* anzuschließen, vgl. das S. 412 Gesagte. Als Vorfahren kommen wohl in erster Reihe die *Ginkgoinae* und die *Cordaitinae* in Betracht. Den ersteren stehen manche *Taxaceae*, den letzteren insbesondere die *Araucariaceae* unter den *Abietaceae* nahe. Da auch die *Ginkgoinae* mit den *Cordaitinae* genetisch in Beziehungen stehen, erscheinen letztere im allgemeinen als die Vorfahren der

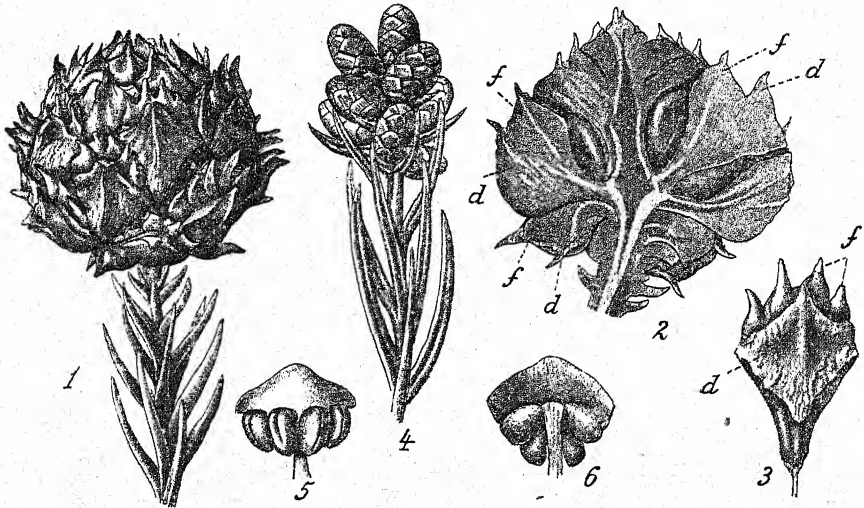


Abb. 297. Weibliche Infloreszenz (Fig. 1) einer Taxodioidae (*Cryptomeria japonica*) im Vergleich mit der ♂ Infloreszenz (Fig. 4) derselben Pflanze; beide Figuren etwas vergr. — Fig. 2. Längsschnitt durch den Fruchtzapfen; *d* Deckblätter, *f* Fruchtschuppen vergr. — Fig. 3. Einzelnes Deckblatt (*d*), von dem heranwachsenden Achsenteile emporgehoben, darüber die Zähne der Fruchtschuppe (*f*); vergr. — Fig. 5. Staubblatt von unten; Fig. 6 von oben; vergr. — Original.

Koniferen. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß, wenn auch die Koniferen eine im allgemeinen einheitliche Gruppe darstellen, die Aufzählung der einzelnen Untergruppen im Systeme nicht den Eindruck einer einheitlichen Entwicklungsreihe hervorrufen darf; die einzelnen Familien sind alte Typen, deren jede von analogen Vorfahren ausgehend ihren eigenen Entwicklungsweg eingeschlagen hat.

Fossile Koniferen, bzw. Teile solcher sind in großer Zahl bekannt geworden, und zwar von den obersten Permablagerungen bis in die jüngste Zeit. Zu den ältesten halbwegs sicheren Typen gehören *Araucariaceae* (*Walchia*, *Ullmannia* u. a.) und *Taxodiaceae* (*Voltzia*, *Schizolepis* u. a.). *Abietaceae* sind seit der Triasperiode bekannt, reichlich erst seit der Kreide. *Cupressaceae* finden wir seit dem Jura, *Taxaceae* in unsicheren Resten seit dem Jura; der letzterwähnte Umstand dürfte vielleicht mit der schwierigen Erhaltung charakteristischer Teile zusammenhängen.

¹⁸⁹⁾ Vgl. die Einteilung Lotsy's in „*Florales*“ und „*Inflorescentiales*“.

1. Familie: *Taxaceae*. (Abb. 298 u. 299.) Laubblätter schraubig, seltener gegenständig, meist nadelförmig. Männliche Blüten achselständig,

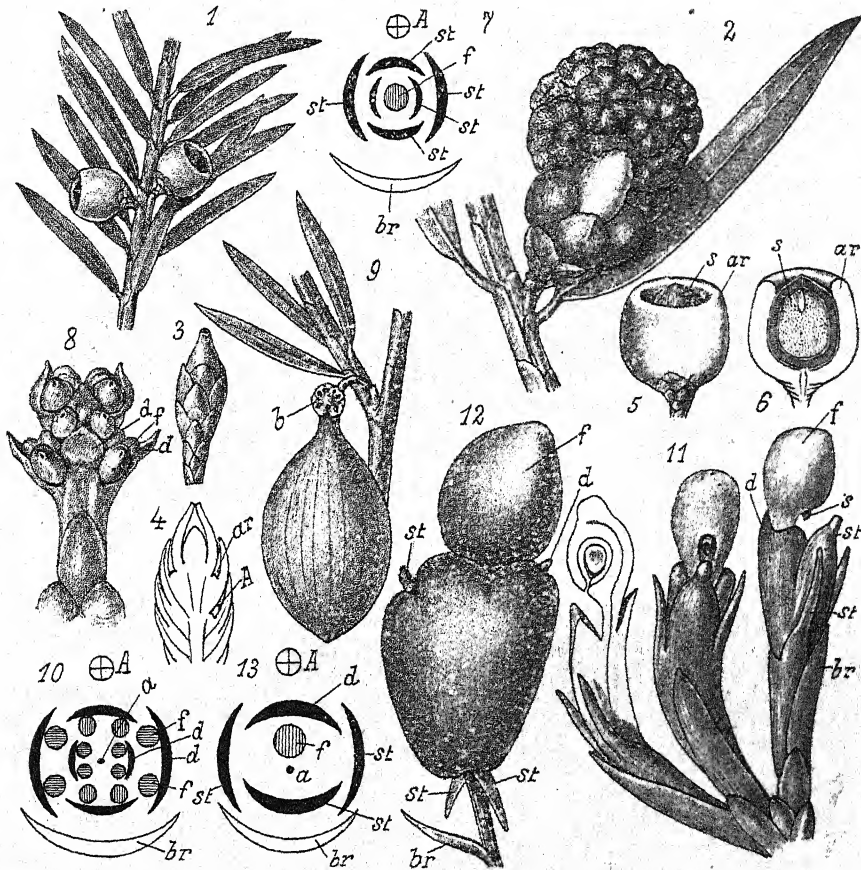


Abb. 298. *Taxaceae*. — Fig. 1–7. *Taxus baccata*; Fig. 1. Ästchen mit 2 Samen, nat. Gr.; Fig. 2 männliche Blüte, vergr.; Fig. 3 weibliche Blüte, etwas vergr.; Fig. 4 dieselbe im Längsschnitte, *ar* Anlage der Cupula, *A* Ende der relativen Hauptachse; Fig. 5 Samen (*s*) mit Cupula (*ar*), etwas vergr.; Fig. 6 derselbe im Längsschnitte; Fig. 7 Diagramm der ♀ Blüte, *A* Hauptachse, *br* Blatt, in deren Achsel der Seitensproß steht, *st* sterile Blätter, *f* Samenanlage. — Fig. 8–10. *Cephalotaxus Fortunei*; Fig. 8. weibliche Infloreszenz, *d* Deckblätter, *f* Samenanlagen, vergr.; Fig. 9 Zweig mit Samen, *b* rückgebildeter Teil der Infloreszenz, nat. Gr.; Fig. 10 Diagramm der ♀ Infloreszenz, *A*, *br*, *f* wie in Fig. 7, *a* Ende der Seitenachse, *d* Deckblätter. — Fig. 11–13. *Podocarpus chinensis*; Fig. 11 Teil einer ♀ Infloreszenz, vergr.; Fig. 12 samentragende Infloreszenz, etwas vergr.; Fig. 13 Diagramm einer ♀ Infloreszenz; in Fig. 11 bedeutet *s* Samenanlage, *f* Epimatium; in Fig. 13 bezeichnet *f* die ganze Samenanlage; sonstige Bezeichnungen wie Fig. 7 u. 10. — Original.

einzelnen (manchmal verarmte Infloreszenzen) oder zu Infloreszenzen vereinigt, seltener endständig; jedes Staubblatt mit 2–8 Pollensäcken. Weibliche Blüten in den Achseln von Deckblättern oder an den Enden kurzer, achsel-

ständiger Sprosse, zu Infloreszenzen vereinigt, seltener einzeln, nur aus 1—2 Fruchtblättern bestehend, die je 1 Samenanlage bilden. Die Samenanlagen sind häufig von einer schuppenförmigen oder becherförmigen Hülle (Fruchtschuppe, Fruchtwulst, auch als „Epimatium“ bezeichnet) umgeben (Abb. 295, Fig. 5—10). Samenanlagen aufrecht oder umgewendet. Infloreszenzen bei der Samenreife keine Zapfen bildend. Samen mit fleischiger Wand oder trocken, dann in Verbindung mit fleischigen Bildungen (Fruchtwulst, benachbarte Blatt- oder Achsenteile). Kotyledonen meist 2.

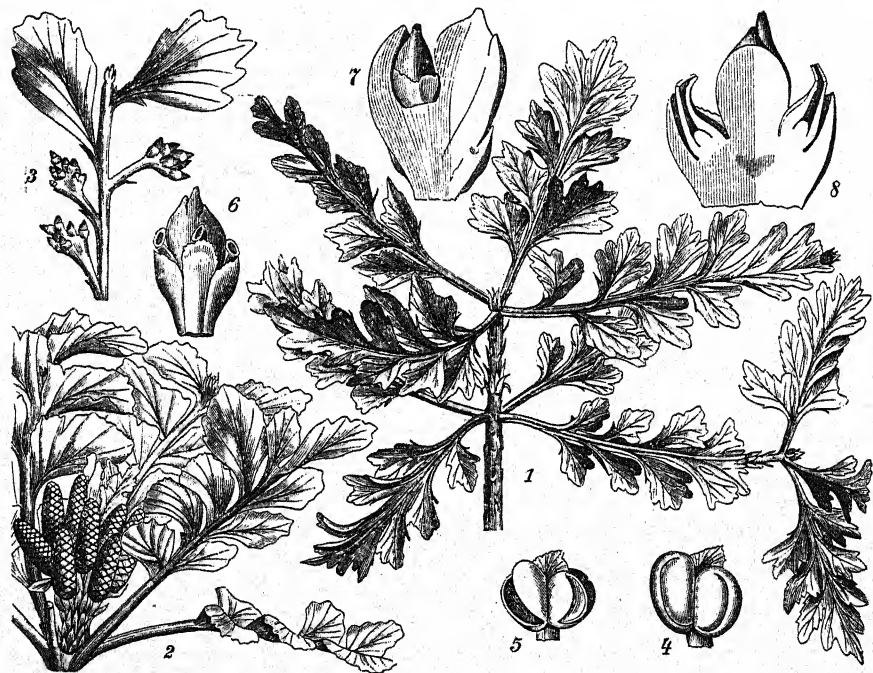


Abb. 299. *Phyllocladus trichomanoides*. — Fig. 1. Steriler Sproß; nat. Gr. — Fig. 2. Sproß mit ♀ Blüten; nat. Gr. — Fig. 3. Sproß mit ♂ Infloreszenzen; nat. Gr. — Fig. 4 u. 5. Staubblätter; vergr. — Fig. 6. ♀ Infloreszenz; vergr. — Fig. 7 u. 8. Längsschnitte durch ♀ Infloreszenzen; vergr. — Fig. 1 Original, Fig. 2—8 nach Richard.

A. Weibliche Blüten mit 2 Fruchtblättern, also in der Achsel jedes Deckblattes 2 Samenanlagen. Samen steinfruchtartig (Ähnlichkeit mit *Ginkgo*). Pollenkörner ohne Luftsäcke. (*Cephalotaxaceae*). — *Cephalotaxus* (Abb. 298, Fig. 8—10) mit mehreren Arten in Japan und China, in wärmeren Gebieten der extratropischen Zonen und auch sonst vielfach als Zierpflanzen kultiviert, besonders *C. drupacea*, *C. Fortunei*.

B. Weibliche Blüten mit 1 Fruchtblatt, also in der Achsel eines Deckblattes oder am Ende eines kurzen achselständigen Sprosses nur 1 Samenanlage; Samenanlagen aufrecht; Samen mit fleischiger Hülle (*Taxaceae*). — *Torreya*. Blätter nadelförmig. ♀ Infloreszenzen mit 2 Blüten. *T. nucifera* in Japan und Südchina, *T. taxifolia* in Florida, *T. californica* in Kalifornien. Samen der letzteren als „kalifornische Muskatnuß“ gebraucht. — *Taxus*. Blätter nadelförmig. ♀ Infloreszenzen mit 1 Blüte. (Abb. 298, Fig. 1—7.) *T. baccata*, die Eibe, in Europa und im extratropischen Südwestasien. Samen giftig, die

rote Hülle dagegen nicht giftig. In vielen Formen in Gärten kultiviert. *T. canadensis* in Nordamerika, *T. Wallichiana* in Südasien, *T. cuspidata* in Japan, *T. brevifolia* in Nordamerika u. a. stehen der *T. baccata* sehr nahe.

C. Weibliche Blüten mit 1 Fruchtblatt, also in der Achsel eines Deckblattes nur eine Samenanlage. Samenanlage oft nach abwärts gewendet. Bei der Samenreife wird der Samen steinfruchtartig infolge Fleischigwerdens der mit dem Samen verbundenen Fruchtschuppen oder benachbarte Achsen- oder Blatteile werden fleischig. Pollenkörner meist mit Luftsäcken. (*Podocarpeae*). — *Podocarpus* (Abb. 298, Fig. 11–13) artenreiche Gattung in Ostasien, in den gemäßigten Regionen der südlichen Halbkugel, in den Gebirgen der Tropen; *Dacrydium*, Malayische Inseln, Tasmanien, Neuseeland, Australien; *Saxegothaea*, Anden von Patagonien u. Chile; *Microcachrys*, Tasmanien. — *Phyllocladus*, Blätter reduziert, in ihren Achseln zu Phyllokladien umgebildete Kurztriebe. *Ph. trichomanoides* und *Ph. alpinus* auf Neuseeland, *Ph. aspleniifolius* auf Tasmanien. — An den Wurzeln aller *Podocarpeae* Wurzelknöllchen mit *Bacillus radiclecola*.

2. Familie: **Cupressaceae.** (Abb. 300–303.) Laubblätter schraubig, gegenständig oder wirtelig, nadelförmig oder (meist) schuppen-

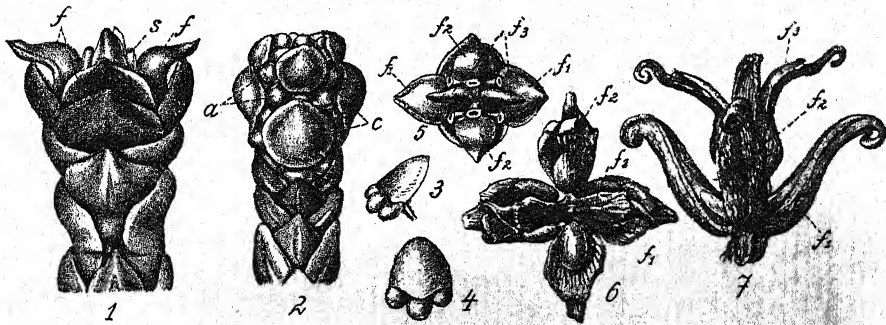


Abb. 300. *Cupressaceae* (*Thuja orientalis*). — Fig. 1. ♀ Infloreszenz; *f* Deckblätter, *s* Samenanlagen. — Fig. 2. ♂ Blüte; *a* Pollensäcke, *c* Konnektive. — Fig. 3 u. 4. Staubblätter; vergr. — Fig. 5. ♀ Infloreszenz von oben, aus 3 Paaren von Deckblättern (*f*₁–*f*₃) mit den in ihren Achseln stehenden Blüten aufgebaut; vergr. — Fig. 6. Fruchzapfen von oben, Fig. 7 von der Seite gesehen; *f*₁–*f*₃ bezeichnen hier die fruchtschuppenartigen Achsengebilde, welche an den Enden die Deckblätter tragen; nat. Gr. — Original.

förmig. Männliche Blüten achselständig, dabei einzeln oder in Infloreszenzen oder endständig an Seitensprossen. Jedes Staubblatt mit 2–8 Pollensäcken. Pollenkörner ohne Luftsäcke. Weibliche Blüten in den Achseln von Deckblättern, stets zu Infloreszenzen vereinigt, nur aus 1 bis zahlreichen Fruchtblättern bestehend, die je eine Samenanlage bilden. Deckblätter, insbesondere während der Zeit der Samenreife, häufig mit schuppenartigen Achsenbildungen („Fruchtwülste“ oder „Fruchtschuppen“) verbunden und von diesen emporgehoben (Abb. 295, Fig. 1–4). Dieselben werden schließlich gleichwie die Deckblätter holzig oder fleischig. Infloreszenzen bei der Samenreife stets zapfenartig, je nach der ebenerwähnten Beschaffenheit der Deckblätter und Fruchtschuppen „Holzzapfen“ oder (seltener) „Beerenzapfen“. Samenanlagen aufrecht, seltener umgewendet; Samen nie fleischig. Kotyledonen 2–6.

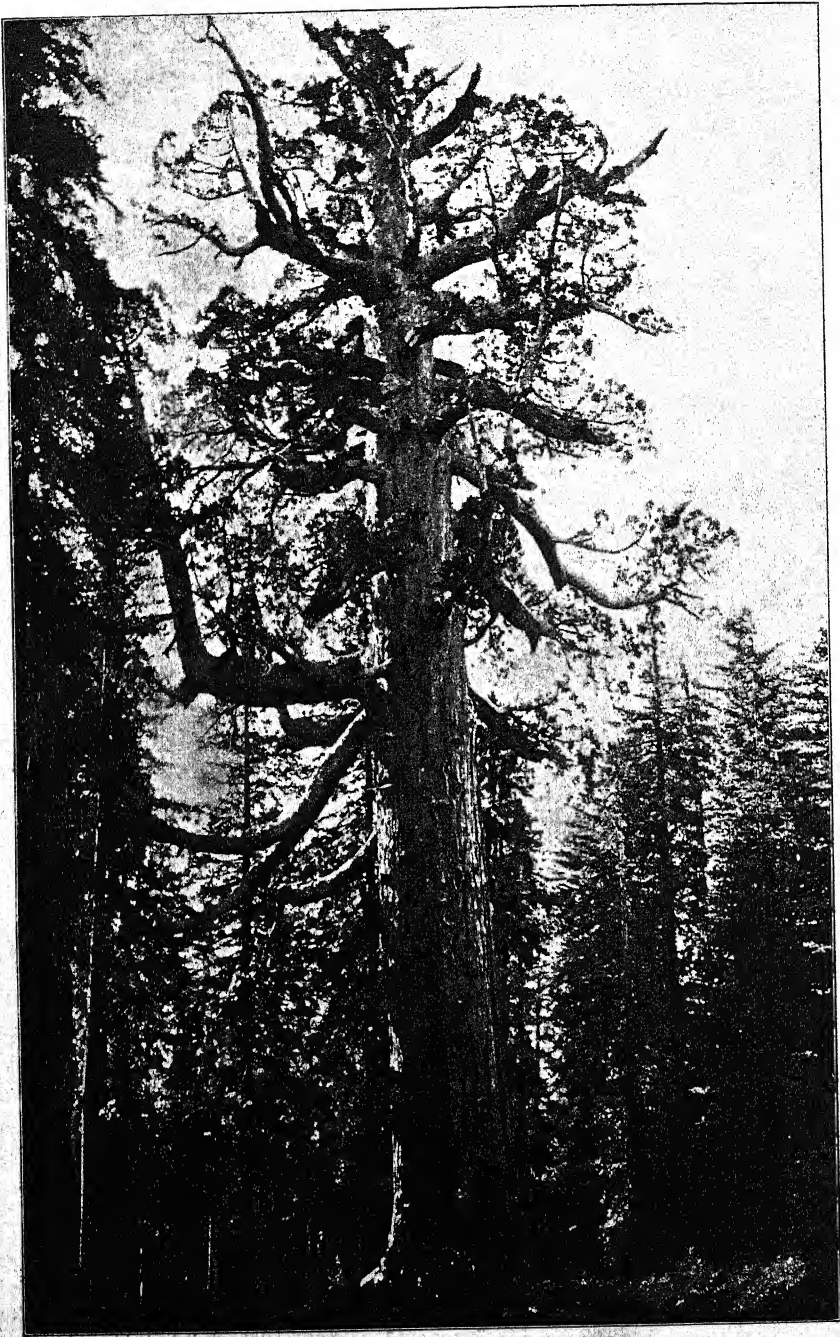


Abb. 301. Ein altes Exemplar von *Sequoia gigantea* mit einem Stammdurchmesser von 11 m. — Nach einer käuflichen Photographie.

A. Vegetative Blätter und Infloreszenzdeckblätter schraubig. Stets Holzapfen: *Taxodioideae*.

a) Samenanlagen in jeder Blüte mehrere (3–6), umgewendet. Pollensäcke 2. Zapfenschuppen flach (*Arthrotaxaceae*): *Arthrotaxis* in Tasmanien.

b) Samenanlagen in jeder Blüte mehrere (meist 5), aufrecht, dann umgewendet. Pollensäcke 2–5. Zapfenschuppen schildförmig (*Sequoieae*): *Sequoia gigantea*, der berühmte „Mammutbaum“ in Kalifornien (Abb. 301). Bedeutende Dimensionen (Stammhöhe bis 100 m, Durchmesser bis 12 m) und hohes Alter (meist bis zirka 1500 Jahre¹³⁷); im British Museum in London befindet sich eine Stammscheibe, die deutlich 1335 Jahressringe aufweist; im Museum of Natural History in New York eine solche von einem Baume, der im Jahre 550 n. Chr. keimte) erreichend; vielfach in Gärten kultiviert. — *S. sempervirens*, „Red wood“ der Amerikaner, an Dimensionen der vorigen wenig nachstehend; auch in Kalifornien.

c) Samenanlagen in jeder Blüte mehrere (3–6), aufrecht. Pollensäcke 3–5. Zapfenschuppen flach (*Cryptomeriaceae*): *Cryptomeria japonica* (Abb. 297), die „japanische Zeder“ (China, Japan), häufig kultiviert.

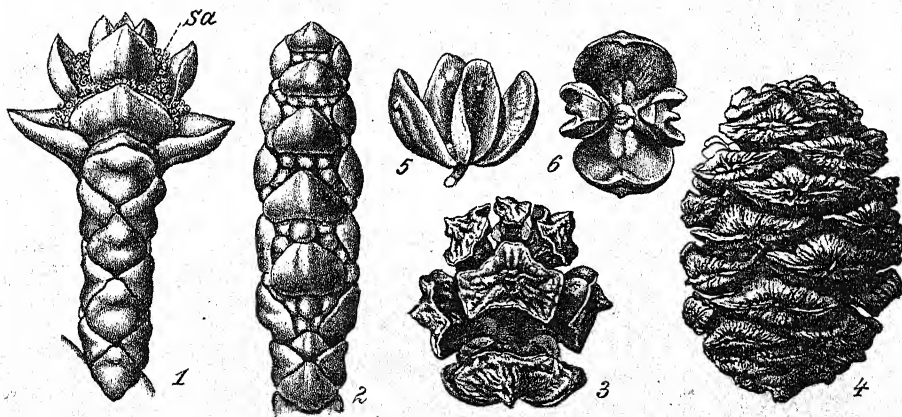


Abb. 302. *Cupressaceae*. — Fig. 1–3. *Cupressus sempervirens*. — Fig. 1. Weibliche Infloreszenz; vergr.; sa Samenanlagen. — Fig. 2. Männliche Blüte; vergr. — Fig. 3. Reifer Fruchtzapfen; nat. Gr. — Fig. 4. Fruchtzapfen von *Sequoia gigantea*; nat. Gr. — Fig. 5. Fruchtzapfen von *Tetrclinis articulata* von der Seite. — Fig. 6. Derselbe von oben; nat. Gr. — Original.

d) Samenanlagen in jeder Blüte 2, aufrecht. Pollensäcke 5–8. Zapfenschuppen flach (*Taxodioideae*): *Taxodium distichum* die „virginische Sumpfyzypresse“ an feuchten Stellen in den östlichen und südlichen Staaten von Nordamerika. Dickstämmiger Baum mit alljährlich abfallenden Sprossen von begrenztem Wachstum und mit mächtigen Atemwurzeln. — *T. mexicanum*, die „mexikanische Sumpfyzypresse“, in Mexiko, bekannt durch mächtige Stammbildungen.

B. Vegetative Blätter und Infloreszenzdeckblätter gegenständig oder quirlig. Holzapfen oder Beerenzapfen: *Cupressoideae*.

a) In jeder Blüte 2–30 Samenanlagen. Holzapfen. Zapfenschuppen schildförmig (Abb. 302) (*Cupressaceae*): *Cupressus* „Zypresse“, z. B. *C. sempervirens* (Abb. 302, Fig. 1–3)

¹³⁷) Nach W. L. Jepson (Mem. of the Univers. of Calif., vol. II., 1910) weisen einzelne Exemplare 2200–2300 Jahressringe auf. Er betrachtet es als sicherstehend, daß John Muir ein ausnehmend gewaltiges Exemplar entdeckte, dessen Alter sich auf Grund eingehender Studien auf zirka 4000 Jahre schätzen läßt.

mit kegelförmiger Krone, im Mediterrangebiete, *C. funebris* mit breiter Krone und hängenden Zweigen, in China. — *Chamaecyparis*, z. B. *C. Lawsoniana* (Kalifornien), *C. nuxkaensis* (westliches Nordamerika), häufig in Gärten kultiviert; Formen von *C. pisifera* (Japan, Formosa) mit Blättern von der Form der Jugendblätter in den Gärten unter den Namen *Retinospora plumosa* und *R. squarrosa*.

b) In jeder Blüte 1–5 Samenanlagen. Holzzapfen. Zapfenschuppen flach, dachig (Abb. 300) (*Thujo*pseae): *Thuja* „Lebensbaum“ (Abb. 300). *Th. occidentalis* (nordöstlicher Teil von Nordamerika) und *Th. orientalis* (China, Japan) in zahlreichen Formen viel in Gärten, auf Friedhöfen etc. kultiviert. — *Thujaopsis dolabrata*, Japan, häufig in Gärten: ebenso *Libocedrus decurrens* (westliches Nordamerika, „White Cedar“).

c) In jeder Blüte 1 bis mehrere Samenanlagen. Holzzapfen. Zapfenschuppen flach, klappig (Abb. 302, Fig. 5) (*Actinostro*beae): *Tetractinis articulata* (= *Callitris quadrivalvis*) (Abb. 302, Fig. 5 u. 6), Nordwestafrika, liefert „Sandarakharz“. — *Callitris juniperoides* in Südafrika. — *Actinostrobus* in Südwestaustralien. — *Fitzroya* in Chile und Tasmanien.

d) In jeder Blüte 1–2 Samenanlagen. Beerenzapfen (Abb. 303) (*Juniper*eeae). — *Juniperus*. „Wacholder“. Blattquirle dreizählig, Laubblätter nadelförmig: *J. communis*,

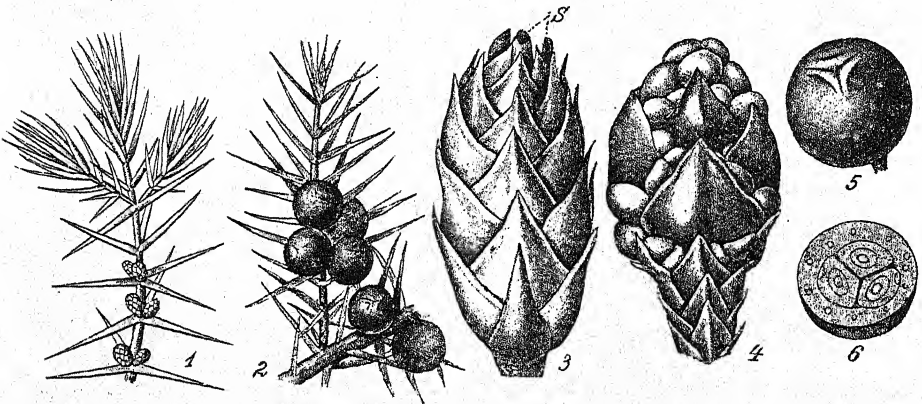


Abb. 303. *Juniperus communis*. — Fig. 1. Ästchen mit männlichen Blüten; nat. Gr. — Fig. 2. Ästchen mit Fruchtzapfen; nat. Gr. — Fig. 3. Weibliche Infloreszenz, s Samenanlagen; vergr. — Fig. 4. Männliche Blüte; vergr. — Fig. 5. Reifer Fruchtzapfen; vergr. — Fig. 6. Derselbe im Querschnitte; vergr. — Fig. 1, 2, 5 u. 6 nach Berg und Schmidt, Fig. 3 und 4 nach Antoine.

gemeiner Wacholder (Abb. 303), in der nördlichen extratropischen Zone verbreitet. Beerenzapfen in den meisten Kulturländern als „Fructus Juniperi“ officinell, überdies zur Branntweinerzeugung und als Räucherwerk verwendet; schwarzblau. *J. Oxycedrus* und *J. macrocarpa* mit braunen Beerenzapfen im Mediterrangebiete; erstere liefert das „Oleum cadinum“. — Laubblattquirle meist zweizählig, Blätter schuppenförmig: *J. Sabina*, Sadebaum, Sevenstrauch, in den Gebirgen Mittel-, Süd- und Osteuropas, Nordasien. Die Zweigenden vielfach medizinisch verwendet („Summitates Sabinae“), alle Teile giftig. *J. virginiana* „virginische Zeder“ (atlantisches Nordamerika) liefert eines der als „Zedernholz“ vielfach verarbeiteten Hölzer.

3. Familie: *Abietaceae*. (Abb. 304–311.) Laubblätter schraubig angeordnet, nadelförmig. Männliche Blüten achselständig (selten scheinbar terminal), in Infloreszenzen oder einzeln. Jedes Staubblatt mit zahlreichen bis 2 Pollensäcken. Pollenkörner mit oder ohne Luftsäcke. Weibliche Blüten in den Achseln von Deckblättern, stets in Infloreszenzen, nur aus 1–9

Fruchtblättern bestehend, die je eine Samenanlage bilden. Zwischen den Samenanlagen und dem Deckblatte finden sich mehrere Fruchtschuppen oder eine große Fruchtschuppe (Abb. 295, Fig. 11 u. 12). Samenanlagen umgewendet. ♀ Infloreszenzen stets zapfenartig, bei der Samenreife infolge entsprechender Veränderung der Deck- oder Fruchtschuppen oder beider holzig werdend. Samen nie fleischig, oft häutig berandet. Kotyledonen 2 bis mehrere.

A. Pollensäcke der Staubblätter 19—5 (Abb. 305, Fig. 2). Weibliche Blüten mit je 1 Fruchtblatte, also je eine Samenanlage in der Achsel eines Deckblattes (Abb. 305, Fig. 4

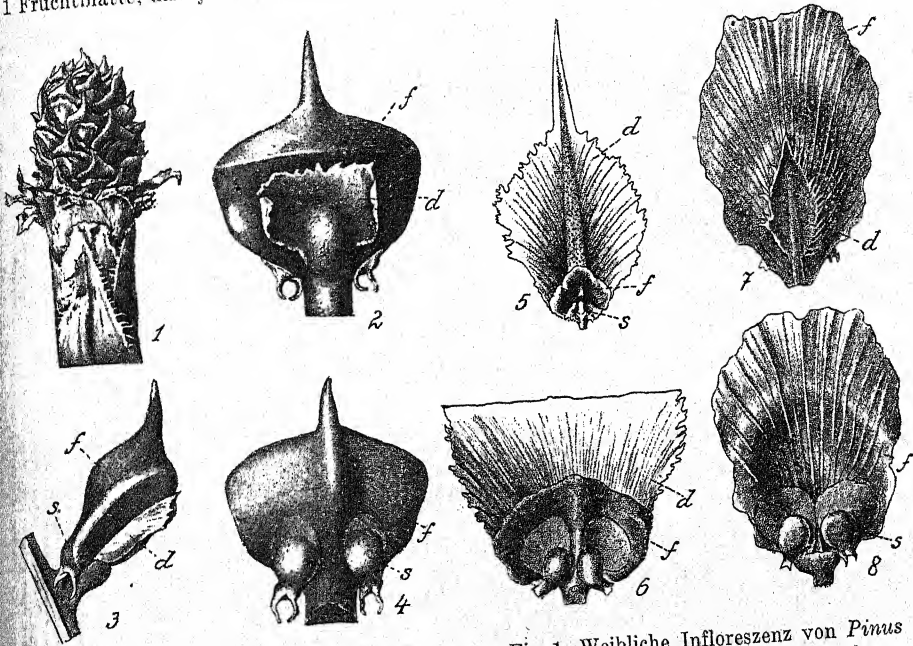


Abb. 304. Weibliche Blüten von Abietaceen. — Fig. 1. Weibliche Infloreszenz von *Pinus nigra*; vergr. — Fig. 2—4. Weibliche Blüte davon von unten (2), von der Seite (3) und von oben (4) gesehen; *d* Deckblatt, *f* Fruchtschuppe, *s* Samenanlage; vergr. — Fig. 5. Weibliche Blüte von *Abies alba* von oben gesehen; stärker vergr.; Bezeichnungen wie in Fig. 3. — Fig. 6. Unterer Teil davon; stärker vergr.; Bezeichnungen wie in Fig. 3. — Fig. 7. Weibliche Blüte von *Picea excelsa* von unten. — Fig. 8. Dasselbe von oben, vergr.; Bezeichnungen wie in Fig. 3. — Nach Hempel und Wilhelm.

und 5). Fruchtschuppe das Deckblatt emporhebend, mit kurzem Endteile. Keine Luft-säcke an den Pollenkörnern. Kotyledonen 2—4. (*Araucariaceae*.)

Agathis. Samen geflügelt. *A. australis*, Neuseeland, „Kaurifichte“, liefert Harz („Kawri-Kopal“); *A. dammara*, malayisch. — *Araucaria*. Samen nicht geflügelt. Große, vielfach bestandbildende Bäume in Südamerika und in Australasien, z. B. *A. brasiliensis* (Abb. 306) in Südbrasilien, *A. imbricata* in Chile, *A. excelsa*, die „Norfolktanne“ auf der Insel Norfolk (Abb. 305) u. a. Die meisten Arten, besonders die letzterwähnte, als Zierpflanze oft kultiviert. Die Samen der meisten Arten sind genießbar.

B. Pollensäcke der Staubblätter 4—2. Weibliche Blüte mit 9—2 Fruchtblättern, also je 9—2 Samenanlagen in der Achsel eines Deckblattes (Abb. 307, Fig. 12 u. 13). Fruchtschuppen oft mit der Deckschuppe mehr oder minder weit verbunden. Keine Luftsäcke. Kotyledonen 3—9. (*Cunninghamiaceae*.)

Cunninghamia. Nur beblätterte Langtriebe. *C. sinensis*, China und Cochinchina (Abb. 307, Fig. 11–13). — *Sciadopitys*. Langtriebe mit Niederblättern, Kurztriebe mit je 2 miteinander verwachsenen Blättern („Doppelnadeln“). *S. verticillata* in Japan, „Schirmtanne“.

C. Pollensäcke der Staubblätter 2 (Abb. 308, Fig. 3). Weibliche Blüten mit 2 Fruchtblättern, also 2 Samenanlagen in der Achsel jedes Deckblattes. Fruchtschuppe meist die Deckschuppe bald bedeutend an Größe übertreffend, sie nicht emporhebend. Luftsäcke. Kotyledonen 3–15. (*Abietaceae*.)

Vegetative Sprosse von einerlei Art, Langtriebe: *Abies*, Tanne; Fruchtzapfen aufrecht, bei der Reife zerfallend. Deckschuppe oft länger als die Fruchtschuppe (Abb. 304,

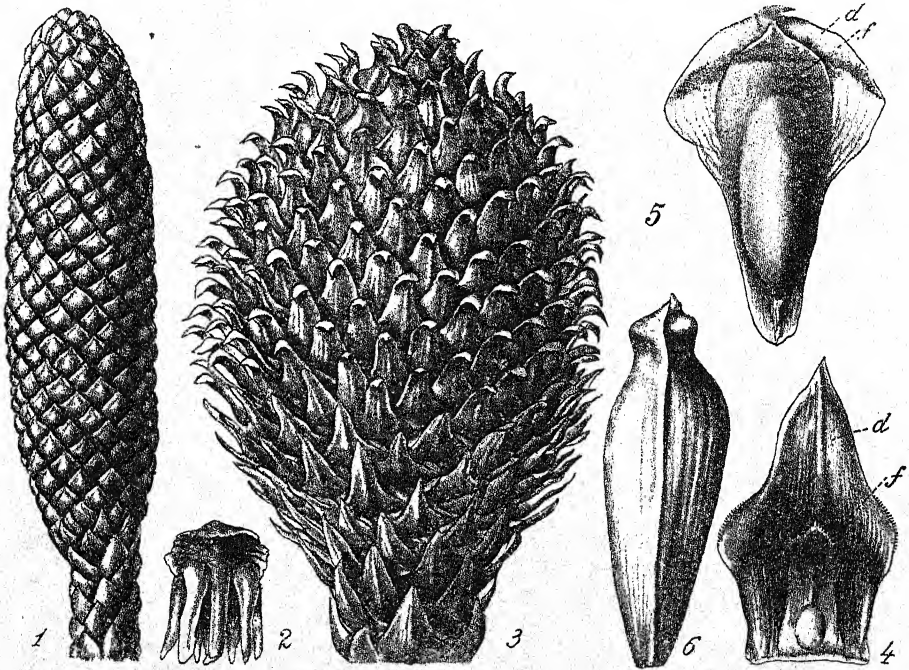


Abb. 305. *Abietaceae-Araucariaceae*. — Fig. 1–5. *Araucaria excelsa*; Fig. 1 männliche Blüte, nat. Gr.; Fig. 2 Pollenblatt, vergr.; Fig. 3 weibliche Infloreszenz, nat. Gr.; Fig. 4 weibliche Blüte von oben, *d* Deckblatt, *f* Fruchtschuppe, vergr.; Fig. 5 reifer Samen mit Deck- (*d*) und Fruchtschuppe (*f*), etwas vergr. — Fig. 6. Mit der Fruchtschuppe ganz verbundener Samen von *A. brasiliana*, von der Seite gesehen; nat. Gr. — Original.

Fig. 5 u. 6; Abb. 307, Fig. 1–4; Abb. 308). Zirka 20 Arten in Europa, Asien und Nordamerika: *A. alba*, Weißtanne, Edeltanne, in Mittel- und Südeuropa, liefert „Straßburger Terpentin“, Holz etc.; *A. balsamea*, östl. Nordamerika, liefert „Kanadabalsam“; häufig in Gärten kultiviert: *A. Nordmanniana* (Kaukasus, Krim), *A. Pinsapo* (Südspanien und Nordafrika), *A. concolor* (New-Mexiko) u. a. — *Pseudotsuga*. Fruchtzapfen hängend, nicht zerfallend. Deckschuppe länger als die Fruchtschuppe. *P. taxifolia*, Douglastanne (westliches Nordamerika). — *Tsuga*. Fruchtzapfen hängend, nicht zerfallend. Deckschuppe kürzer als die Fruchtschuppe. Blätter stumpf, flach (Abb. 307, Fig. 7). *Ts. canadensis* (atlant. Nordamerika), die „Hemlockstanne“ oder „Schierlingstanne“. — *Picea*, Fichte. Fruchtzapfen hängend, nicht zerfallend. Deckschuppe kürzer als die Fruchtschuppe. Blätter meist spitz und 4kantig (Abb. 304, Fig. 7 u. 8; Abb. 307, Fig. 6; Abb. 309). *P. excelsa*, die

„europäische Fichte“ oder „Rottanne“, wichtiger Waldbaum im mittleren und nordöstlichen Europa, liefert „Terebinthina communis“; *P. obovata*, die „sibirische Fichte“ vertritt die erstere im nordöstlichsten Europa und in Sibirien; *P. alba* und *P. nigra* in Nordamerika; *P. Smithiana* im Himalaya u. a. m. Eine Art, *P. Engleri*, gehörte zu den Stammpflanzen des baltischen Bernsteins. — *Keteleeria Fortunei*, China.

Vegetative Sprosse von zweierlei Art, Lang- und Kurztriebe: *Pseudolarix*. Lang- und Kurztriebe mit nadelförmigen, nur eine Vegetationszeit überdauernden Blättern. Blätter der Kurztriebe zahlreich. Zapfen zerfallend. *P. Kaempferi*, die „Goldlärche“, China. — *Larix*, die „Lärche“, Beblätterung wie bei voriger. Zapfen nicht zerfallend (Abb. 307, Fig. 10). *L. decidua*, die „europäische Lärche“, Gebirge Mitteleuropas, gehört zu den wichtigeren europäischen Waldbäumen, liefert Holz und „venetianischen Terpentin“;

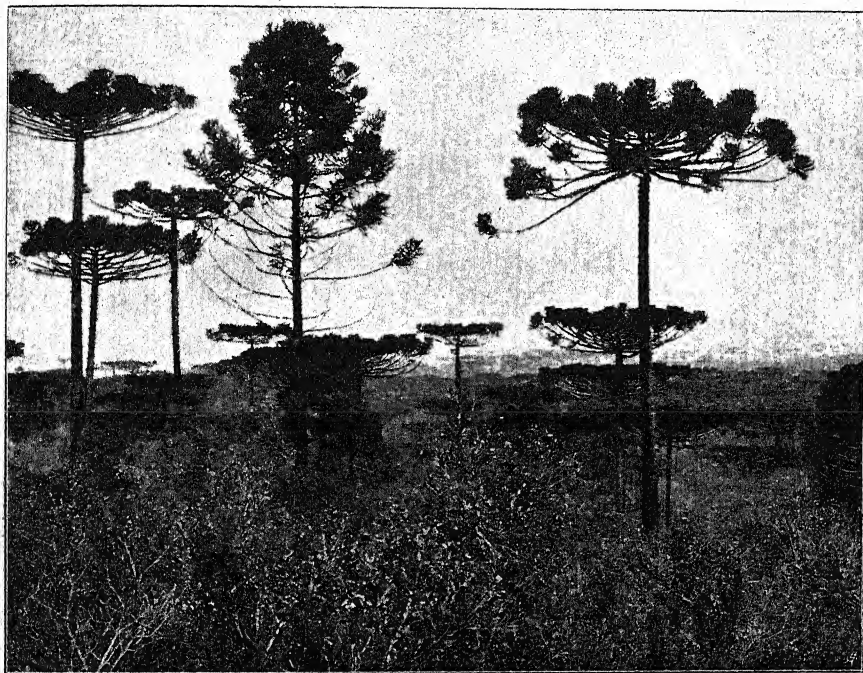


Abb. 306. *Araucaria brasiliana* in Südbrasilien. — Original.

L. sibirica in Sibirien, *L. dahurica* vom Amurgebiet bis Japan, *L. pendula* in Nordamerika u. a. — *Cedrus*, die „Zeder“. Beblätterung wie bei den beiden vorigen, aber Blätter mehrjährig. Zapfen zerfallend (Abb. 307, Fig. 5). *C. Libani*, in den Gebirgen von Kleinasien und Syrien; *C. Deodara* im Himalaya, *C. atlantica*, im Atlas; alle Arten in milderen Gebieten häufig in Gärten. — *Pinus*, Föhre oder Kiefer. An den Langtrieben nur Niederblätter, an den Kurztrieben nadelförmige Blätter in geringer Zahl (2–7). Zapfen nicht zerfallend, Deckschuppen bald verkümmern (Abb. 304, Fig. 1–4; Abb. 307, Fig. 8 u. 9). Artenreichste Gattung. a) Endteil der Fruchtschuppe (Apophyse) am Fruchtzapfen verbreitert, mehr minder pyramidenförmig, mit zentralem Gipfel; Nadeln an einem Kurztriebe 2–5 (selten 1): *P. silvestris*, die „gemeine Föhre“, einer der verbreitetsten und wichtigsten Waldbäume Europas (auch in Nordasien), mit zweinadeligen Kurztrieben, liefert, wie fast alle *Pinus*-Arten, Holz und Harz („Terebinthina communis“, durch deren Destillation Terpentinöl und Kolophonium gewonnen wird); *P. montana*, „Legföhre“, „Krummholz“

oder „Latsche“, in den Gebirgen Europas (Pyrenäen bis Kaukasus) eine charakteristische Formation an der oberen Waldgrenze, die „Krummholzzone“ bildend (Abb. 310), mit mehreren Rassen; *P. nigra*, die „Schwarzföhre“ in Südosteuropa, mit mehreren Repräsentativspezies

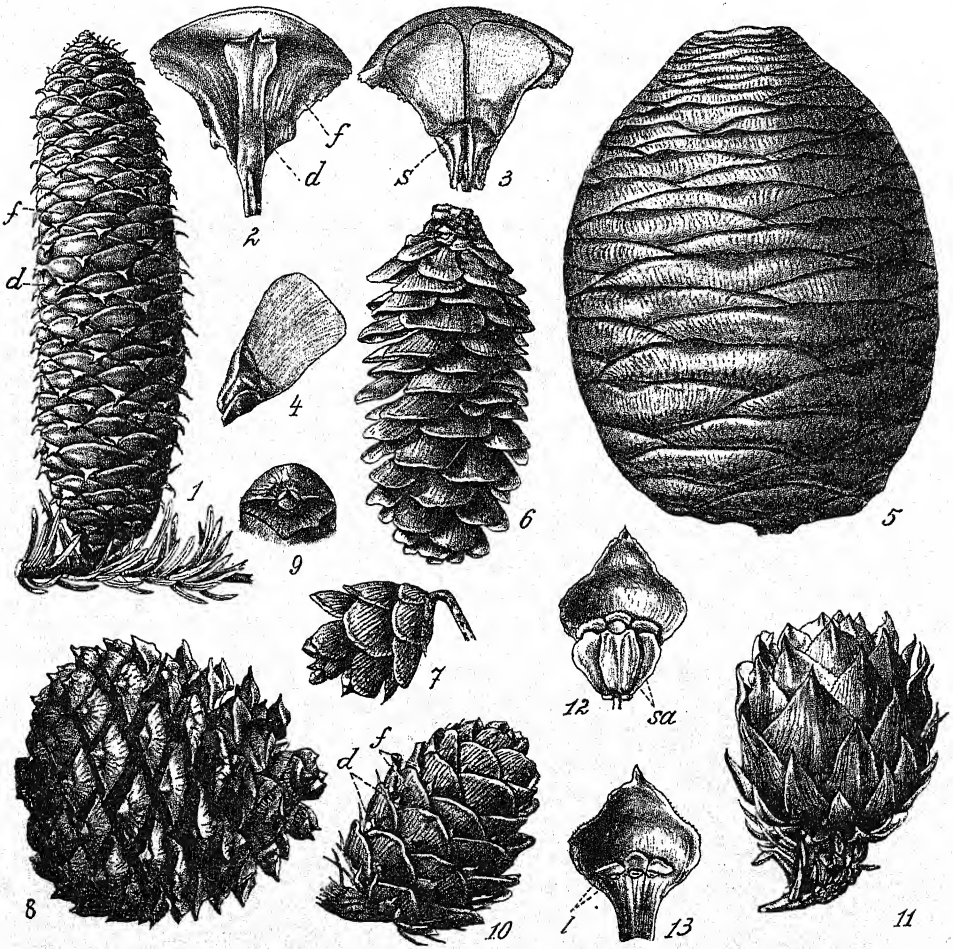


Abb. 307. Fruchtzapfen von Abietaceen. — Fig. 1–4. *Abies alba*. — Fig. 1. Fruchtzapfen; verkl.; *d* Deckschuppen, *f* Fruchtschuppen. — Fig. 2. Deck- (*d*) und Fruchtschuppe (*f*) von unten; nat. Gr. — Fig. 3. Fruchtschuppe von oben mit zwei Samen (*s*); nat. Gr. — Fig. 4. Einzelnr Samen; nat. Gr. — Fig. 5. Fruchtzapfen von *Cedrus Libani*; nat. Gr. — Fig. 6. Fruchtzapfen von *Picea alba*; nat. Gr. — Fig. 7. Fruchtzapfen von *Tsuga canadensis*; nat. Gr. — Fig. 8. Fruchtzapfen von *Pinus serotina*; nat. Gr. — Fig. 9. Ende einer Fruchtschuppe davon; etwas vergr. — Fig. 10. Fruchtzapfen von *Larix decidua*; nat. Gr.; *d* Deckschuppen, *f* Fruchtschuppen. — Fig. 11–13. *Cunninghamia sinensis*; Fig. 11 Fruchtzapfen, nat. Gr.; Fig. 12 Deckschuppe mit 3 Fruchtschuppen und 3 Samen (*sa*) von innen, nat. Gr.; Fig. 13 dasselbe nach Ablösung der Samen. — Original.

in Südeuropa; *P. halepensis* die „Aleppoföhre“ und *P. Pinaster*, die „Igelföhre“, im Mittelmeergebiete in der Nähe der Meeresküste („Meerstrandsföhren“); *P. Pinea*, die „Pinie“, besitzt geradeso wie die 4 letzterwähnten Arten zweinadelige Kurztriebe, ist ein

Charakterbaum des Mediterrangebietes mit oft schirmförmiger Krone und genießbarem Sameninnern („Pignoli“); nordamerikanische Arten: *P. echinata* und *P. resinosa* mit 2, *P. Taeda*, die „Weihrauchkiefer“, *P. ponderosa*, die „Pechkiefer“ und *P. palustris*,

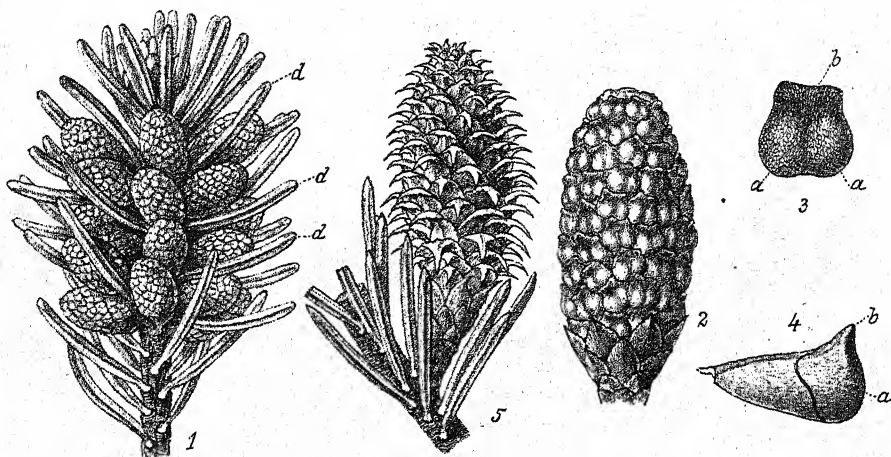


Abb. 308. *Abies alba*. — Fig. 1. Männliche Infloreszenz, *d* Deckblätter; nat. Gr. — Fig. 2. Männliche Einzelblüte; vergr. — Fig. 3 u. 4. Pollenblatt von vorne (3) und von der Seite (4); *a* Pollensäcke, *b* Konnektiv; vergr. — Fig. 5. Weibliche Infloreszenz; nat. Gr. — Original.

die Stammpflanze des Pitch-Pine-Holzes des Handels mit 3, *P. Montezumae* u. a. mit 5 Nadeln an einem Kurztriebe; *P. densiflora* mit 2 Nadeln in Japan. — *b*) Endteil der

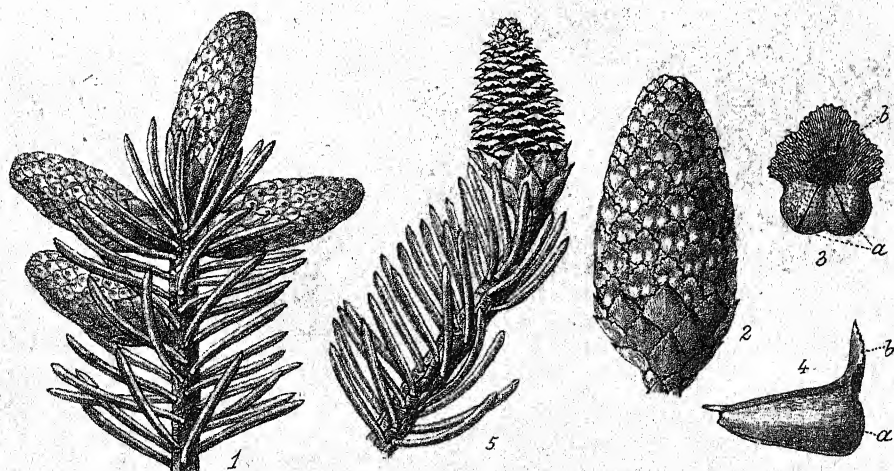


Abb. 309. *Picea excelsa*. — Fig. 1. Zweig mit männlichen Blüten; nat. Gr. — Fig. 2. Pollenblüte; vergr. — Fig. 3 u. 4. Pollenblätter von vorne (3) und von der Seite (4); *a* Pollensäcke, *b* Konnektiv; vergr. — Fig. 5. Zweig mit weiblicher Infloreszenz; nat. Gr. — Original.

Fruchtschuppe am Fruchtzapfen flach oder nicht kegelförmig verbreitert. Nadeln 5: *P. Cembra*, die „Zirbelkiefer“ oder „Arve“ in den Alpen, Karpathen, im Ural und in Sibirien, meist erst über der oberen Waldgrenze. Wegen des sehr geschätzten Holzes



Abb. 310. *Pinus montana* auf der Schneekoppe im Riesengebirge. — Nach Photographie von Nenke und Ostermaier in Hayek.

viel verwendet und daher vielfach im Aussterben (Abb. 311); Samen („Zirbelnüsse“) genießbar. Verbreitung wie die der anderen *Pinus*-Arten mit großen, kaum geflügelten Samen durch Tiere, nicht wie bei anderen Abietaceen durch den Wind. *P. Strobus*, die

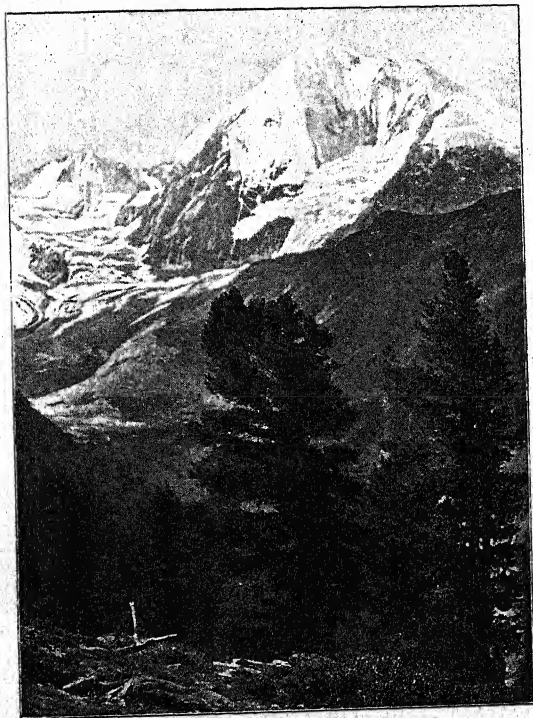


Abb. 311. *Pinus Cembra* im Ortlergebiete. — Original.

„Weymouthskiefer“ (Nordamerika), in Europa häufig kultiviert; *P. Lambertiana*, die „Zuckerkiefer“, im westlichen Nordamerika, mit genießbarem Samen und süßlichem Harze; *P. excelsa* in Ostindien; *P. Peuce* in Südosteuropa; *P. parviflora* in Japan u. a. m. Mehrere nur fossil bekannte *Pinus*-Arten, so *P. silvatica*, *P. baltica* u. a. lieferten bal-tischen Bernstein.

6. Klasse. Gnetinae¹³⁸⁾.

Stamm unverzweigt oder verzweigt, mit Holzgefäßen im sekundären Holze. Laubblätter von verschiedener Größe, gegen-

¹³⁸⁾ Blume K. L. in Rumphia, Bd. IV, 1848. — Hooker J. D., On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. Transact. Linn. Soc. London, XXIV., 1863. — Eichler A. W., Über *Welwitschia mirabilis*. Flora, 47. Bd., 1863. — Mac Nab W., On the developm. of the flow. of *Welwitschia mirab.* Transact. Linn. Soc., XXVIII., 1875. — Beccari O., Della organo-

ständig. Fruchtblätter einzelne Samenanlagen entwickelnd. Staubblätter nur aus dem Filamente und den Pollensäcken bestehend. Keine Spermatozoiden.

Stamm bei *Welwitschia* knollen- oder rübenförmig, unverzweigt, bei *Ephedra* reich verzweigt und mit kräftigem Assimilationsgewebe, bei *Gnetum* oft windend; mit sekundärem Dickenwachstum und typischen Holzgefäßen im sekundären Holze. Harzgänge fehlen. Im Stamm von *Gnetum* treten oft sekundäre Leitbündelzylinder auf. Blätter stets gegenständig, ungeteilt. Blüten eingeschlechtig, bei *Welwitschia* mit Andeutung der Zwitterigkeit. Blüten stets in der Achsel von Deckblättern, in Infloreszenzen, die männlichen Blüten mit niederblattartigem Perianthium. Andeutung zwitteriger Infloreszenzen bei einigen *Gnetum*- und *Ephedra*-Arten. Männliche Blüten mit 8 bis 1 Pollenblättern; weibliche Blüten mit 1 Fruchtblatt, das eine aufrechte Samenanlage entwickelt. Samenanlage mit 1 in allen Fällen röhrenförmig verlängertem Integument, ohne oder mit Pollenkammer im Nucellus. Archegonien-

genia dei fiori fem. d. *Gnetum Gnemom*. Nuov. Giorn. Bot. Ital., VII., 1877. — Bower F. O. in Journ. of micr. sci., XXI., 1881, XXII., 1882. (Über *Welwitschia* und *Gnetum*.) — Stapf O., Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschr. d. Wiener Akad., LVI., Abt. II. 1, 1889. — Karsten H., Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Gattung *Gnetum*, Bot. Ztg., L., 1892; Unters. über die Gattung *Gnetum*, Ann. jard. bot. Buitenzorg., XI., 1893; Zur Entwicklungsgesch. d. Gattung *Gnetum*, Cohns Beitr. zur Biolog., VI., 1893. — Jaccard P., Le developp. du pollen de l'*Ephedra Helvetica*, Arch. d. sc. phys. et nat., ser. III., 30., 1893; Rech. embryolog. sur l'*Ephedra Helvetica*, l. c. — Lotsy J. P., Contrib. to the life-hist. of the genus *Gnetum*. Ann. jard. bot. Buitenzorg., ser. II., I., 1899; Vortr. üb. bot. Stammesgesch., III., 1911. — Cavara F. e Rogasi G., Ricerche sulla fecond. ed embryog. dell'*Ephedra campyl*. Rendic. d. Congr. bot. Palermo, 1902. — Land W. J. G., Spermatogen. and org. in *Ephedra trif.* Bot. Gaz., XXXVIII., 1904. — Cavara F., Sulla germ. d. polline nelle *Ephedra*. Bull. Accad. Gioenia di sc. art. Catania, 1904. — Berridge E. M. and Sanday E., Oog. and embryog. of *Ephedra distachya*. New Phytolog., VI., 1907. — Porsch O., Vers. ein. phylog. Erkl. d. Embryosackes etc., Jena 1907; Üb. einig. neuere phylog. bem. Ergebn. d. Gametophytenperf. Festschr. naturw. Ver. Univ. Wien, 1907; Nektartropf. v. *Ephedra camp.* Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXXIV., 1916. — Wettstein R. v., Üb. d. Vork. zweigeschl. Inflor. b. *Ephedra*. Festschr. nat. Ver. Wien, 1907. — Land W. J. G., Fertiliz. and embryog. in *Ephedra trif.*, Bot. Gaz., XLIV., 1907. — Pearson H. H. W., Some observ. on *Welw. mirab.* Philos. Transact. Roy. Soc., vol. 198, 1906; Further observ. on *Welw.*, l. c., vol. 200, 1909; On the microsporang. and microsp. of *Gnetum*. Am. of Bot., XXVII., 1912; Notes on the morph. of cert. struct. in the gen. *Gn.* Journ. Linn. Soc., XLIII., 1915. — Coulter J. M., The embryosac and embr. of *Gnetum Gnemom*. Bot. Gaz., XLVI., 1908. — Thoday M. (Sykes), The fem. inflor. and ovul. of *Gnetum* etc., Am. of Bot., XXV., 1911; and Berridge E. M., The anat. and morph. of infl. and flow. of *Ephedra*, l. c., XXVI., 1912. — Lignier O. et Tison A., Les Gnet., I. fleurs et leur pos. syst. Am. sc. nat., 9. ser., Bot., XVI., 1912; L'ovule tritégum. d. Gnet. Bull. Soc. bot. Fr., LX., 1913. — Duthie A., Anatomy of *Gnet. afrie.* Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Berridge E. M., The struct. of fem. strob. in *Gnet. Gnem.* Ann. of Bot., XXVI., 1912. — Thompson W. P., The anat. and relat. of the Gnet. Ann. of Bot., XXVI., 1912; Prel. note on the morph. of *Gn.* Ann. Journ. Bot., II., 1915; The morph. and aff. of *Gn.*, l. c., III., 1916. — Takeda H., Some points in the anat. of leaf of *Welw.* Ann. of Bot., XXVII., 1913. — Church A. H., On the flor. mechan. of *Welw.* Phil. Transact. R. Soc. Lond., CCV., 1914. — Meulen R. G., *Welw. mir.* Morphol. etc. Dissert. Groningen, 1917. — Herzfeld St., *Ephedra camp.* Morph. d. weibl. Bl. u. Befr.-Vorg. Denkschrift Akad. Wien., 98., 1922.

in ihr eine mit dem aktinomorphen Fruchtwulst, wie er sich bei *Taxaceen* findet, homologe Bildung sieht. Die Deutung der dritten (äußersten) Hülle bei *Gnetum* als Perianth wäre verständlich, wenn die Ansicht von Berridge berechtigt ist, daß die weibliche Blüte von *Gnetum* auf eine zweigeschlechtige zurückzuführen ist. Perianthien finden sich nämlich bei den Gymnospermen nur bei männlichen Blüten; bei den weiblichen haben sich als Hüllen die Fruchtwülste, respektive Fruchtschuppen herangebildet.

Fossile *Gnetinae* sind mit Sicherheit noch nicht aufgefunden worden. Was die systematische Stellung der *Gnetinae* anbelangt, so ist vor allem zu betonen, daß sie diejenigen

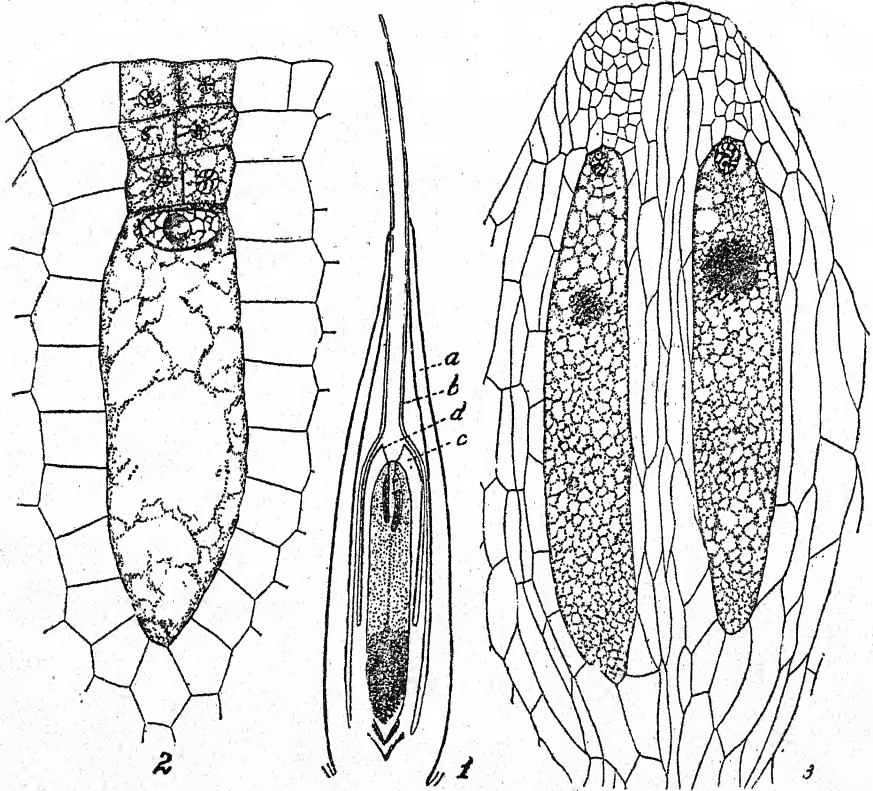


Abb. 313. *Ephedraceae*. — *Ephedra trifurca*. — Fig. 1. Längsschnitt durch eine ganze Samenanlage; a Fruchtwulst, b Integument, c u. d Nucellus. — Fig. 2. Reifes Archegonium; der Eikern ist nicht eingezeichnet. — Fig. 3. Längsschnitt durch den Nucellus mit 2 angeschnittenen Archegonien; in jedem Archegonium oben der Bauchkanalkern, in der Mitte der dichtere Plasmateil, in dem der Eikern liegt. — Stark vergr. — Nach Land.

Gymnospermen sind, welche zweifellos die größten Ähnlichkeiten mit den Angiospermen besitzen. Diese Ähnlichkeiten bestehen in dem Auftreten echter Holzgefäße im sekundären Holze, in der weitgehenden Rückbildung des Prothalliums im Pollenkorn, in der Reduktion des primären Endosperms und der Archegonienbildung. In allen diesen Eigentümlichkeiten stehen die *Ephedraceae* wieder den übrigen Gymnospermen noch näher als die beiden anderen Familien. Die hervorgehobene Ähnlichkeit der *Gnetinae* mit den Angiospermen braucht nicht so aufgefaßt werden, daß sie etwa direkte Vorläufer der letzteren sind; es ist in phylogenetischer Hinsicht von Bedeutung, daß es unter den heute lebenden Gymnospermen überhaupt solche gibt, die sich in ihrer Organisation dem Typus der Angiospermen nähern;

auf keinen Fall erscheint es als gerechtfertigt, die *Gnetinae* den Angiospermen einzureihen. Was die eventuelle Ableitung der *Gnetinae* anbelangt, so ist zu bemerken, daß sie unter den übrigen Gymnospermen den *Taxaceae* und *Cupressaceae* zweifellos am nächsten kommen. Die 3 Familien der *Gnetinae* sind untereinander wesentlich verschieden; sie machen den Eindruck von Endgliedern verwandter Entwicklungsreihen.

1. Familie: *Ephedraceae*. (Abb. 312—315.) Stamm stark verzweigt, in den jüngeren Verästelungen geradezu *Equisetum*-ähnlich, knotig gegliedert,

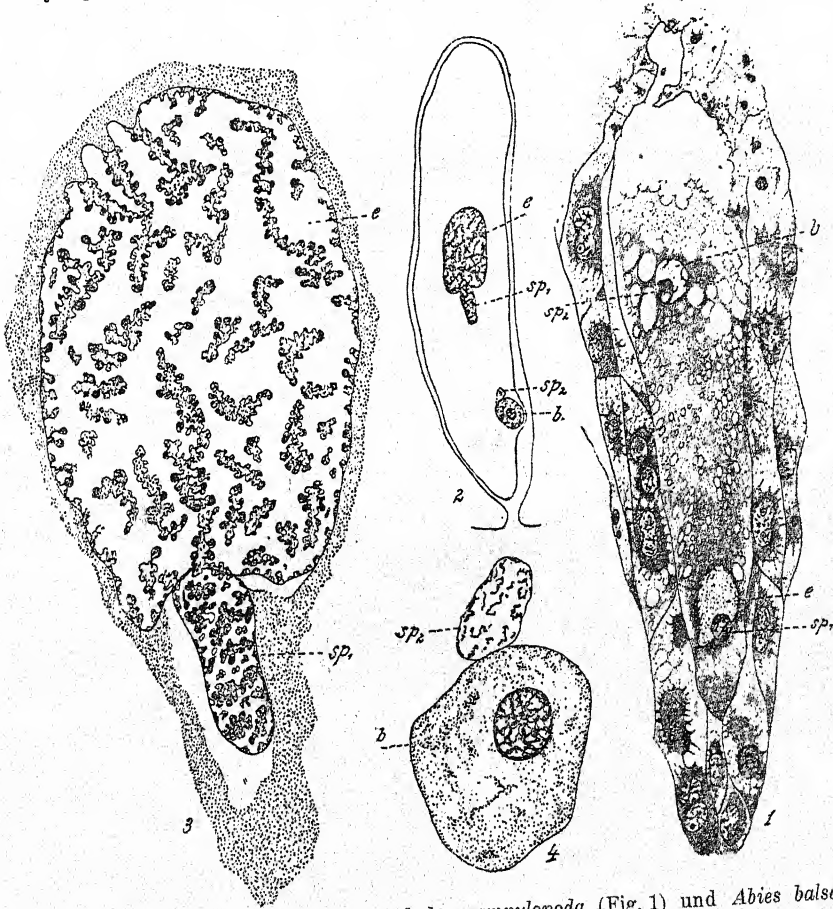


Abb. 314. Befruchtungsvorgang bei *Ephedra campylopoda* (Fig. 1) und *Abies balsamiae* (Fig. 2—4). — In allen Figuren: *e* Eikern, *b* Bauchkanalkern, *sp*₁ und *sp*₂ Spermakern. — In Fig. 1 ist der obere Teil, in Fig. 2 der untere Teil der Figur dem Halskanale zugewendet. — Fig. 1. Original. Fig. 3 u. 4 stellen die Kerne von Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung dar. — Fig. 1. Original nach St. Herzfeld, Fig. 2—4 nach Hutchinson.

mit reduzierten, oft zu zweizähligen Scheiden verbundenen Blättern, Assimilationsgewebe enthaltend. Blüten eingeschlechtig, 1- oder 2häusig; zweigeschlechtige Infloreszenzen bei *E. campylopoda*. Männliche Blüten in Infloreszenzen, jede Blüte in der Achsel eines schuppenförmigen Deckblattes, mit einem zweiblättrigen, niederblattartigen Perianthium und 2—8 Pollen-

blättern (Abb. 312, Fig. 2—4 u. 10), welche zu einem Synandrium verbunden sind. Im einfachsten Falle (z. B. *E. altissima*) entsteht dadurch ein den Staubgefäßen der Angiospermen sehr ähnliches Gebilde mit Filament und 2 Antherenhälften mit je 2 Pollensäcken. Weibliche Blüten (Abb. 312, Fig. 5 u. 6) einzeln oder zu 2—3 am Ende kurzer Sprosse, welche mit mehreren Paaren schuppenförmiger Hochblätter besetzt sind; jede Blüte in der Achsel eines Deckblattes, mit einer Samenanlage, welche im unteren Teile von einer Hülle (Fruchtwulst) (Abb. 312, Fig. 6J) umhüllt ist und ein röhrenförmig verlängertes Integument aufweist. Bei einigen Arten (*E. trifurca*,



Abb. 315. *Ephedra major* an einem felsigen Abhange bei Spalato in Dalmatien. — Original.

altissima) findet sich am Ende der ♀ Blüten sprosse nur 1 Samenanlage, aus der Verwachsung von zweien hervorgegangen, und von 2 Deckblättern umhüllt. Die Deckblätter der auf gleicher Höhe stehenden ♀ Blüten sind meistens \pm miteinander verwachsen. Endosperm mit 3—5 Archegonien (Abb. 313), jedes mit einer Anzahl von Halswandzellen und 1 Bauchkanalkerne. Frucht und Fruchtstände oft dadurch beerenartig, daß die der Frucht benachbarten Hochblätter fleischig werden (Abb. 312, Fig. 7 u. 8); bei anderen Arten werden diese Hochblätter verbreitert und trockenhäutig (Flugorgan) (Abb. 312, Fig. 9).

Die dem Gametophyten entsprechenden Teile der Samenanlage zeigen einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. So sind die Archegonien von einer „Deckschicht“ umgeben,

deren Zellen in der Entwicklung zurückgebliebene Archegonanlagen darstellen, welche in den Dienst der Ernährung der fertilen Schwesterarchegonien treten. Bei der Befruchtung spielen sich im Bauchteile des Archegoniums Vorgänge ab, welche an die Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem Polkerne und die darauf folgende Endospermibildung bei den Angiospermen („doppelte Befruchtung“) erinnern (vgl. Abb. 314). Hier verbindet sich der zweite Spermakern mit dem Bauchkanalkern.

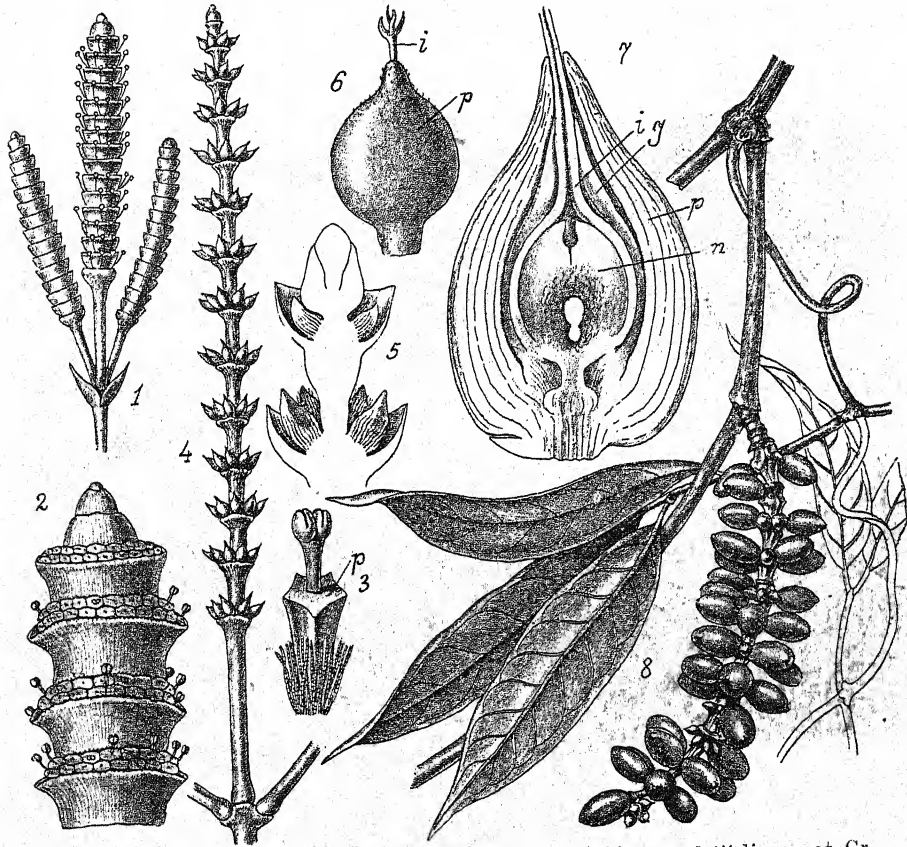


Abb. 316. *Gnetaceae*. — Fig. 1. Männliche Infloreszenz von *Gnetum latifolium*; nat. Gr. — Fig. 2. Ein Stück von Fig. 1; vergr. — Fig. 3. Männliche Blüte derselben Art mit Perianth (p); nat. Gr. — Fig. 4. Stück einer weiblichen Infloreszenz von *G. latifolium*; nat. Gr. — Fig. 5. vergr. — Fig. 6. Weibliche Blüte von *G. latifolium*; nat. Gr. — Fig. 7. Längsschnitt durch Fig. 6; stärker vergr., vergl. p „Perianth“, i Integument. — Fig. 8. Fruchtweig von *G. neglectum*. — Nach Blume.

Ephedra mit zirka 30 Arten in den wärmeren Teilen der gemäßigten Zonen, insbesondere in Steppengebieten; strauchförmige Pflanzen mit rutenartig emporwachsenden oder mit klimmenden oder herabhängenden Zweigen. In Europa: *E. fragilis* (östl. Mediterrangebiet), *E. campylopoda* (Mediterrangebiet), *E. distachya* (Südeuropa von Westfrankreich bis Südrußland, Sibirien), *E. major* (Mediterrangebiet, Vorderasien, Himalaya). — Bei *E. campylopoda* findet sicher Pollenübertragung durch Insekten statt, welche einerseits die Polli-

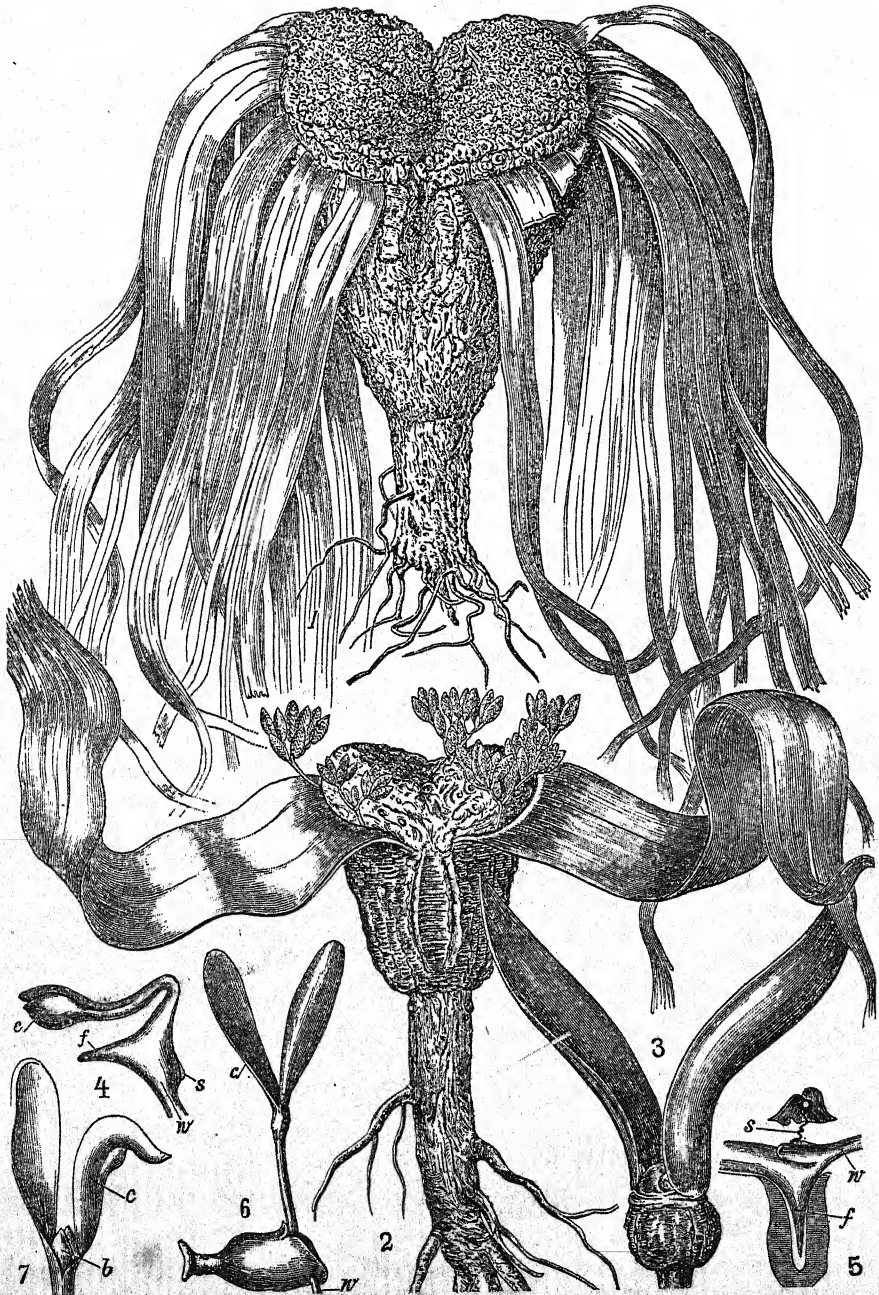


Abb. 317. *Welwitschia Barnesii*. — Fig. 1. Eine ganze nicht blühende Pflanze; stark verkl. — Fig. 2. Eine jüngere Pflanze mit Infloreszenzen; stark verkl. — Fig. 3. Eine ganz junge Pflanze; verkl. — Fig. 4–7. Keimungsstadien. Fig. 4. Embryo mit dem Saugfortsatz (*f*), den Kotyledonen (*c*), der Radicula (*w*) und dem Reste des Embryoträgers (*s*); Fig. 5 Ver-

bindungsstelle des Embryo mit dem Samen nach Heraustreten der Kotyledonen; Bezeichnungen wie in Fig. 4; Fig. 6 ganzer Keimling; Fig. 7 oberster Teil des Keimlings mit den Kotyledonen (c) und der Anlage der beiden Laubblätter (b). — Fig. 1 Original, Fig. 2 u. 3 nach Hooker, Fig. 4 bis 7 nach Bower.

nationstropfen an den ♀ Blüten, anderseits die an den Mikropylen der verkümmerten ♀ Blüten in den ♂ Infloreszenzen ausgeschiedenen Nektartropfen aufsuchen.

2. Familie: *Gnetaceae*. (Abb. 316.) Bäume oder Sträucher, häufiger Lianen, mit flächig verbreiterten, fiedernervigen Blättern. Blüten oft in rispigen, dekussiert verzweigten Infloreszenzen in den Achseln von Blättern.

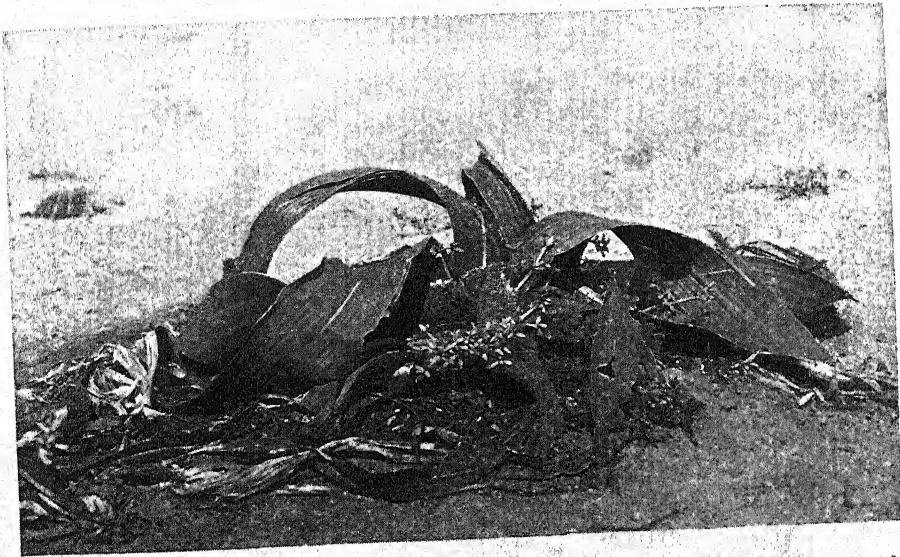


Abb. 318. *Welwitschia Bainesii*. Altes männliches Exemplar. Wüste Namib bei Swakopmund, Südwesafrika. — Nach Original von R. Pöch.

Die einzelnen Infloreszenzabschnitte sind ährenähnlich (Abb. 316, Fig. 1 u. 4) und bestehen aus Brakteenwirteln, die aus je 2 miteinander verwachsenen Brakteen entstanden sind und über denen die Wirtel der Blüten stehen; die der ♂ sind reichblütiger (Fig. 2) als die der ♀, welche letztere meist nur in einem Kreise stehen (Fig. 4 u. 5). Blüten eingeschlechtig und meist 2häusig; bei einzelnen Arten finden sich in den männlichen Infloreszenzen rückgebildete weibliche Blüten, die vielleicht als Nektarien fungieren und mit einer Übertragung des Pollens durch Insekten zusammenhängen. Alle Blüten sind am Grunde mit gegliederten Haaren umgeben (Fig. 3 u. 5). Männliche Blüten (Abb. 316, Fig. 3) mit einem zweiblättrigen verwachsenblättrigen Perianth (p) und mit 2 miteinander verwachsenen oder einem Staubblatte. Die weiblichen Blüten (Abb. 316, Fig. 6 u. 7) bestehen aus je

einer Samenanlage mit einem röhrenförmig verlängerten Integumente (Abb. 316, Fig. 6 u. 7i), mit einer zweiten Hülle um dieses („Fruchtwulst“) (Abb. 316, Fig. 7J) und außerdem noch mit einer dritten Hülle (Perianth?) (Abb. 316, Fig. 6 u. 7p). Archegoniumbildung unterbleibt ganz; die zahlreichen Zellen des primären Endosperms bilden entweder nur im unteren Teile ein zusammenhängendes Gewebe oder die Bildung eines solchen unterbleibt ganz.

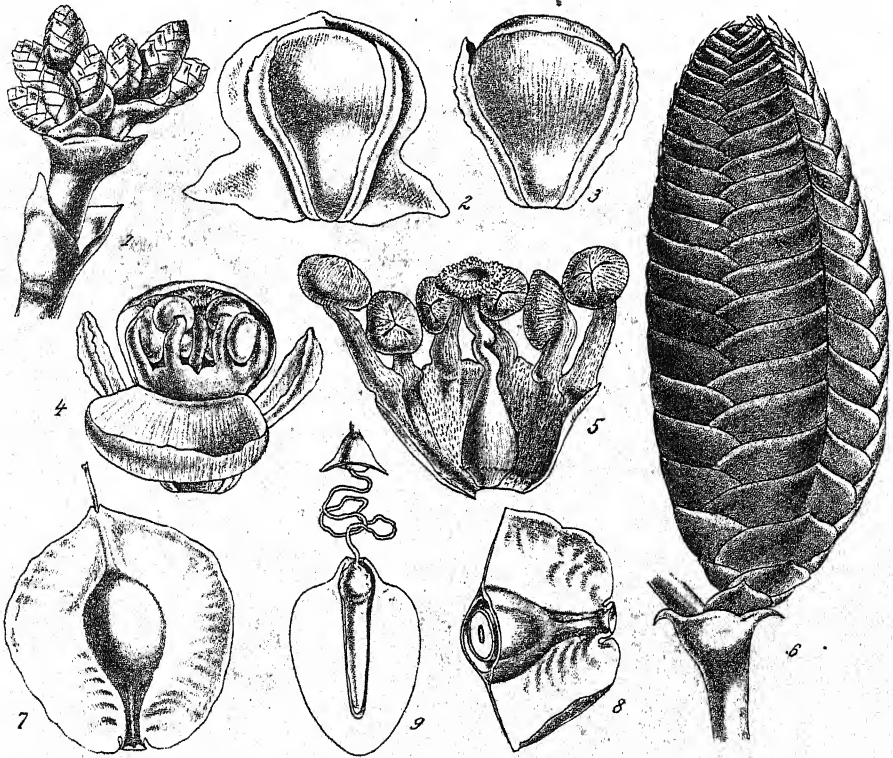


Abb. 319. *Welwitschia Bainesii*. — Fig. 1. Junge, noch nicht aufgeblühte, männliche Infloreszenz; nat. Gr. — Fig. 2. Männliche Blüte in der Achsel des Deckblattes; vergr. — Fig. 3. Dieselbe ohne Deckblatt; vergr. — Fig. 4. Dieselbe mit geöffnetem Perianth; vergr. — Fig. 5. Dieselbe nach dem Entfernen des Perianths und Aufschlitzen der Staubblatttröhre; vergr. — Fig. 6. Weibliche Infloreszenz; nat. Gr. — Fig. 7. Weibliche Blüte; vergr. — Fig. 8. Dieselbe quer durchgeschnitten; vergr. — Fig. 9. Embryo im Endosperm, am Embryoträger hängend. — Nach Hooker.

Eine größere Zahl freier Kerne im oberen Teile des Endosperms fungiert als Eikerne. Die befruchteten Eikerne, respektive Eizellen wachsen zu langen Schläuchen aus, an deren unterem Ende je ein Embryo angelegt wird. Von diesen Embryonen entwickelt sich normalerweise nur einer weiter. Frucht beerenartig; die fleischige Hülle geht aus der äußersten Hülle hervor. Bei der Keimung bildet sich am Hypokotyl ein Saugfortsatz aus, der in das Endosperm hineinragt und dieses aussaugt.

Gnetum mit zirka 15 Arten in den Tropen der Alten und Neuen Welt. Die Früchte mehrerer Arten sind genießbar; mehrere liefern ein Gummi. — *G. Gnemon* als Fruchtbaum in den Tropen hie und da in Kultur.

3. Familie: **Tumboaceae.** (Abb. 317—321.) Stamm nur aus dem Hypokotyl hervorgehend, einen zum großen Teil im Boden steckenden, rübenartigen Strunk darstellend, der allerdings beträchtliche Dimensionen annehmen kann (bis 4 m im Umkreise), im oberen Teil mehr minder zweilappig ist und an den Rändern die zwei sehr großen, bis 3 m langen,

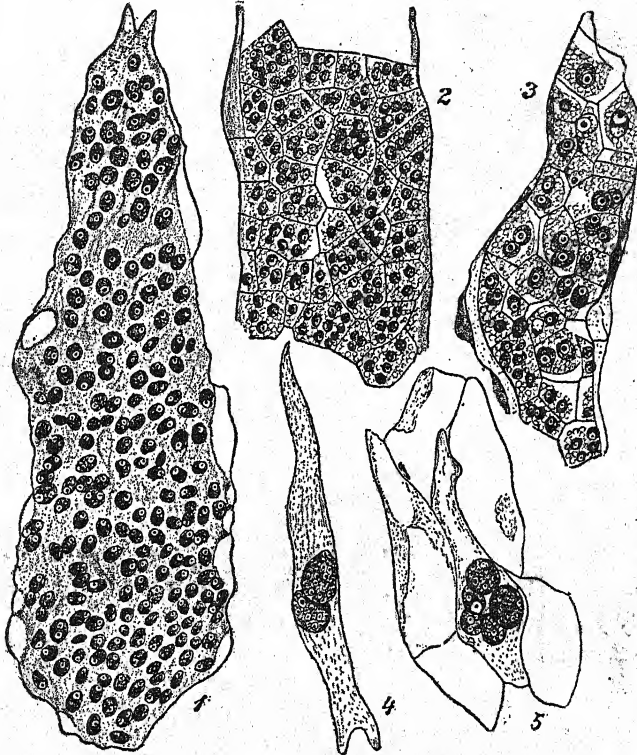


Abb. 320. *Welwitschia Barnesii*. — Fig. 1. Junges Prothallium vor der Membranbildung. — Fig. 2. Sterile Region des Prothalliums zur Zeit der Membranbildung. — Fig. 3. Fertile Region des Prothalliums zur Zeit der Membranbildung. — Fig. 4 u. 5. Schlauchförmig auswachsende fertile Zellen (Archegonanlagen). — Stark vergr. — Nach Pearson.

lederigen, dem Boden aufliegenden, am Grunde unbegrenztes Wachstum aufweisenden, am Ende allmählich absterbenden und zerreißenen Blätter trägt (vgl. Abb. 317, Fig. 1 u. 2).

In den Stämmen und Blättern finden sich zahlreiche „Spikularzellen“, das sind spindelförmige, oft verzweigte Zellen mit zahlreichen Kristallen von oxalsaurem Kalke in der Wand. Blätter mit zahlreichen, parallel verlaufenden, nur hie und da durch feine Äste verbundenen Leitbündeln.

In den Achseln der beiden Blätter entstehen in großer Zahl die Blütenrispen (Abb. 317, Fig. 2), und zwar ♀ und ♂ auf verschiedenen Individuen.

Diese Rispen gehen in ähren- und zapfenförmige Teilinfloreszenzen (Abb. 319, Fig. 1 u. 6; Abb. 321, Fig. 1) aus, die aus zahlreichen dekussierten Deckblatt-paaren bestehen und in der Achsel jedes Deckblattes eine Blüte tragen. Männliche Blüten mit 2 Paaren dekussierter Perianthblätter (eventuell 2 Vor- und 2 Perianthblätter) und 6 am Grunde miteinander verbundenen Staubblättern mit je einer dreifächerigen Anthere (Abb. 319, Fig. 2—5). In der Mitte jeder männlichen Blüte befindet sich eine rudimentäre Samenanlage

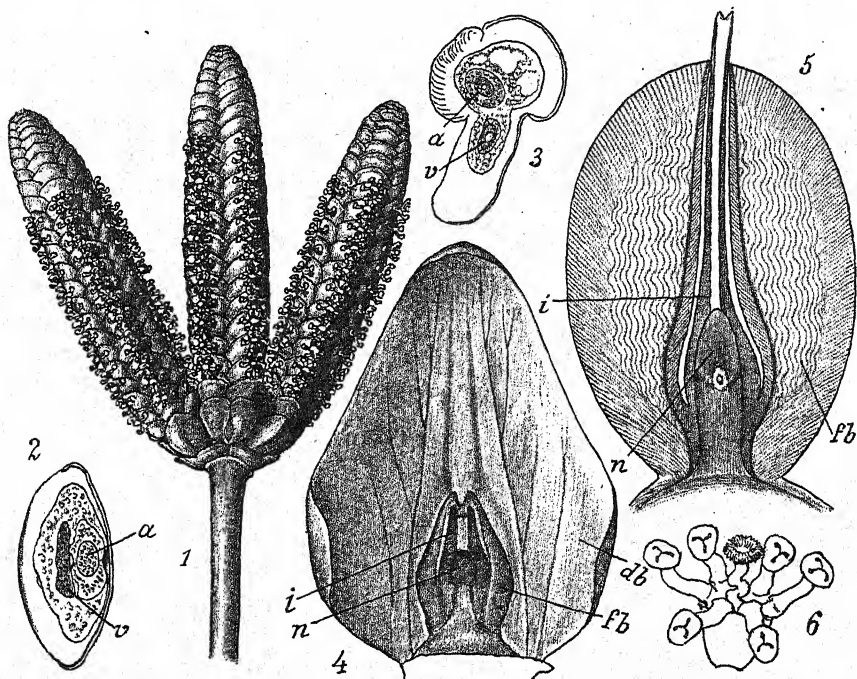


Abb. 321. *Welwitschia Bainesii*. — Fig. 1. Stück einer männlichen Infloreszenz; nat. Gr. — Fig. 2. Reifes Pollenkorn vor dem Austreiben des Pollenschlauches; *a* antheridialer, *v* vegetativer Kern; 540fach vergr. — Fig. 3. Pollenkorn mit Pollenschlauch; Bezeichnung wie in Fig. 2; 540fach vergr. — Fig. 4. Junge weibliche Blüte in der Achsel des Deckblattes *db*, *fb* Fruchtwulst, *i* Integument, *n* Nucellus; 13fach vergr. — Fig. 5. Vollkommen entwickelte weibliche Blüte im Längsschnitte; Bezeichnungen wie in Fig. 4; 10fach vergr. — Fig. 6. Männliche Blüte; 10fach vergr. — Fig. 1 u. 6 Original, Fig. 2—5 nach Strasburger.

mit stark verlängerter, am Ende narbenförmig verdickter Hülle (vgl. Fig. 5). Weibliche Blüte (Abb. 319, Fig. 7; Abb. 321, Fig. 4 u. 5) mit einer die eine Samenanlage fast ganz einhüllenden Hülle („Fruchtwulst“), die entsprechend dem Raume zwischen zwei übereinander stehenden Deckblättern flügelig verbreitert ist. Ein Integument. Im Endosperm werden keine typischen Archegonien gebildet; im unteren Teil bildet sich ein aus vielkernigen Zellen bestehendes steriles Gewebe aus (Abb. 320, Fig. 2), während im oberen Teil die Zellen 2—5kernig sind (Abb. 320, Fig. 3) und schlauchförmige

Fortsätze treiben, die dem Pollenschlauch entgegenwachsen (Abb. 320, Fig. 4 u. 5). Diese 2—5kernigen Zellen dürften Homologa der Archegonien sein. Bei der Fruchtreife vergrößern sich die ganzen ♀ Infloreszenzen und sehen dann den Koniferenzapfen einigermaßen ähnlich. Frucht nicht fleischig, sondern trocken, scheibenförmig, breit geflügelt. Am Keimling ein Saugfortsatz wie bei *Gnetum*.

Eine sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit ist das von Pearson festgestellte Vorkommen von isolierten Endospermen im Gewebe der Achse der ♀ Infloreszenz. Bei *Welwitschia* findet die Übertragung des Pollens auf die Samenanlage durch ein Insekt statt. Dieses ist eine Hemiptere, *Odontopus sexpunctatus*, welche durch die an der Mikropyle ausgeschiedenen, zuckerhaltigen Pollinationstropfen angelockt wird. Ob die Vereinigung der Staubblätter mit einem reduzierten Gynöceum in den Staubblüten als eine zwittrige Blüte aufgefaßt werden muß, ist strittig; die Auffassung der Bildung als eine Infloreszenz mit einer zentralen ♀ und peripheren ♂ Blüten ist wenigstens möglich.

Hierher gehört eine einzige Art, *Welwitschia Bainesii* (= *W. mirabilis* = *Tumboa Bainesii*). In den Wüstengebieten von Südwestafrika, und zwar in dem nördlichen Teile des ehemaligen Deutsch-Südwestafrika und in dem benachbarten Teile von Angola.

